

SÉRIE A, n° 1092
N° d'ORDRE : 1936

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M^{lle} Panca EFTIMIU

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES EXOASCÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 23 MAI 1927, devant la Commission d'examen.

Président : M. DANGEARD

Examineurs : { M. HÉROUARD
M. DEREIMS

PARIS
IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS
JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1927

SÉRIE A, N° 1092
N° D'ORDRE : 1936

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M^{lle} Panca EFTIMIU

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES EXOASCÉERS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 23 MAI 1927, devant la Commission d'examen.

Président : M. DANGEARD

Examineurs : { M. HÉROUARD
M. DEREIMS

PARIS
IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS
JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1927

MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires . . . P. APPELL, M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires. . . .
 P. PUISEUX.
 V. BOUSSINESQ.
 A. JOANNIS.
 H. LE CHATELIER.
 H. LEBESGUE.
 A. FERNBACH.
 A. LEDUC.
 G. SAGNAC.



	ÉMILE PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	G. KOENIGS	Mécanique physique et expérimentale.
	E. GOURSAT	Calcul différentiel et calcul intégral.
	P. JANET	Electrotechnique générale.
	F. WALLERANT	Minéralogie.
	H. ANDOYER	Astronomie.
	P. PAINLEVÉ	Mécanique analytique et mécanique céleste.
	E. HAUG	Géologie.
	Gabriel BERTRAND	Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE	Physique générale et radioactivité.
	M. CAULLERY	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	G. CHABRIÉ	Chimie appliquée.
	G. URBAIN	Chimie minérale.
	Émile BOREL	Calcul des probabilités et Physique mathém.
	L. MARCHIS	Aviation.
	Jean PERRIN	Chimie physique.
	Rémy PERRIER	Zoologie (Enseignement P.C.N.).
	H. ABRAHAM	Physique.
	M. MOLLIARD	Physiologie végétale.
	E. CARTAN	Géométrie supérieure.
	L. LAPICQUE	Physiologie générale.
	E. VESSIOT	Théorie des groupes et calcul des variations.
	A. COTTON	Physique générale.
	J. DRACH	Application de l'analyse à la géométrie.
	Charles FABRY	Physique.
	Charles PÉREZ	Zoologie.
	Léon BERTRAND	Géologie appliquée et géologie régionale.
	R. LESPIEAU	Théories chimiques.
	E. RABAUD	Biologie expérimentale.
	P. PORTIER	Physiologie comparée.
	E. BLAISE	Chimie organique.
	P.-A. DANGEARD	Botanique.
	P. MONTEL	Mécanique rationnelle.
	P. WINTREBERT	Anatomie et Histologie comparées.
	O. DUROSCQ	Biologie maritime.
	G. JULIA	Mathématiques générales.
	A. JOB	Chimie générale.
	A. MAILHE	Étude des combustibles.
	L. LUTAUD	Géographie physique.
	Eugène BLOCH	Physique théorique et physique céleste.
	E. HÉROUARD	Zoologie.
	E. PÉCHARD	Chimie (Enseignement P.C.N.).
	V. AUGER	Chimie analytique.
	M. GUICHARD	Chimie minérale.
	A. GUILLET	Physique.
	C. MAUGUIN	Minéralogie.
	L. BLARINGHEM	Botanique.
	A. MICHEL-LÉVY	Pétrographie.
	A. DEREIMS	Géologie.
	R. DONGIER	Physique du globe.
	A. DENJOY	Calcul différentiel et intégral.
	H. BÉNARD	Physique (P.C.N.).
	Secrétaire	Daniel TOMBECK.

A MON CHER FRÈRE

VICTOR EFTIMIU

*Avec l'expression de mon affectueuse
gratitude.*



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554634_0025

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE CYTOLOGIQUE

DES

EXOASCÉES

par

M^{lle} Panca EFTIMIU

INTRODUCTION

Le groupe des Exoascées qui fait l'objet de ce mémoire, représente des champignons parasites aux caractères inférieurs. Nous nous sommes proposé d'aborder la question encore mal connue de la sexualité et de l'évolution nucléaire, c'est-à-dire la manière dont se comporte le noyau cellulaire durant le développement de ces êtres.

Ces parasites sont simples par le fait que leurs organes reproducteurs, les asques, dont la cellule mère est une simple cellule mycélienne, naissent librement sans constituer un appareil différencié. L'étude de la formation des spores, malgré des recherches assez intéressantes, n'a pas dévoilé la vérité sur la valeur de leur organe reproducteur.

Est-ce que cet organe représente les caractères d'un véritable asque ou bien pouvons-nous accepter le résultat proposé récemment par quelques auteurs qui comparent l'asque des Exoascées à un sporange ?

Nous avons essayé d'établir autant que possible la vérité à ce propos et c'est dans ce but que nous avons entrepris cette étude.

En effet, nous avons obtenu des résultats intéressants se rapportant à l'étude si délicate de l'évolution nucléaire

de ces champignons et qui ont été déjà publiés dans des notes préliminaires.

Au cours de ces recherches, outre les phénomènes nucléaires qui se passent dans le thalle et dans l'organe reproducteur pour la formation des spores, après l'acte de la fécondation, nous avons déterminé aussi les rapports intimes qui s'établissent entre le parasite et la plante attaquée.

Nous avons été ainsi amenée à signaler des faits nouveaux touchant les modifications cytologiques des éléments cellulaires.

Nous donnerons tout d'abord quelques détails sur la technique histologique employée et sur la nouvelle terminologie des éléments cellulaires. Puis, après avoir fait l'historique de la cytologie des Exoascées, nous entreprendrons l'exposé de nos observations personnelles ; nous indiquerons, pour chacune des espèces étudiées, les caractères morphologiques et cytologiques du champignon, les phénomènes nucléaires et le mode de réaction des éléments cellulaires à l'infection, comparant ainsi les tissus de la plante hospitalière avant et après l'infection.

Enfin, une dernière partie comprendra les conclusions qu'on peut en tirer.

Avant d'exposer nos résultats, nous tenons à exprimer toute la reconnaissance que nous devons à notre savant et excellent Maître M. le Professeur P.-A. Dangeard, dans le Laboratoire duquel nous avons travaillé à la Sorbonne.

C'est lui qui nous a engagé à entreprendre cette étude et qui nous a aidé de ses conseils pour la mener à bonne fin. Nous lui en garderons une inaltérable et profonde reconnaissance.

M. Foëx et son collaborateur, M. Arnaud nous ont prodigué leurs encouragements et les marques les plus précieuses de leur bienveillance. Qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de notre gratitude et de notre respectueux attachement.

Nous prions également M. Vladescu, directeur de l'Institut botanique et professeur de Botanique à la Faculté des Sciences de Bucarest, ainsi que M. le professeur Marcel Brandza, de vouloir bien agréer l'expression de notre vive reconnaissance pour le soutien accordé pendant tout le temps de nos recherches. Nous les associons tous les deux dans le même hommage affectueux et reconnaissant.

QUELQUES MOTS SUR LA NOUVELLE TERMINOLOGIE DES ÉLÉMENTS DU CYTOPLASME

On sait que la cellule végétale se compose d'une masse de matière albuminoïde, le cytoplasme ou le protoplasme, entourée d'une membrane de nature cellulosique et contenant dans son intérieur un noyau généralement arrondi délimité par une membrane fine. Il contient un ou plusieurs nucléoles.

Outre le noyau qui est un élément constant dans la cellule, le cytoplasme renferme dans son intérieur des corps variés présentant une existence constante ou temporaire.

L'étude des organites constitutifs du cytoplasme a fait, dans les derniers temps, des progrès très importants complétant et précisant de nombreux détails qui ont fait longtemps l'objet de diverses controverses.

Aujourd'hui, grâce aux travaux récents publiés sur la structure cellulaire par MM. P.-A. Dangeard, Guillermond, Pierre Dangeard, etc. nous avons des renseignements assez précis sur les corps figurés dans le protoplasme : ils appartiennent à trois formations différentes.

Parmi ces corps on distingue, en effet, d'abord les *plastés* représentés par des éléments plus ou moins nombreux dont la forme ainsi que le volume peuvent varier considérablement.

Les plastés ou plastides, dans leur ensemble, constituent ce que M. Dangeard a désigné sous le nom de *plastidome*

Les plastés qui généralement tapissent les parois cellulaires dans les cellules âgées, réalisent différentes fonctions :

les uns, les *chloroplastes*, colorés en vert par un pigment assimilateur, la chlorophylle, ont la propriété d'absorber les radiations solaires fournissant ainsi l'énergie dont le cytoplasme a besoin pour ses réactions chimiques qui, en majorité, consistent en synthèses qui nécessitent l'absorption d'une certaine quantité de chaleur.

D'autres plastes élaborent dans leur intérieur des grains d'amidon et sont alors appelés des amyloplastés ; il y en a d'autres qui forment des gouttelettes d'huile, les *oléoplastes* et enfin les *chromoplastes* s'imprègnent d'une matière colorante, jaune-rouge ou orangée.

En dehors de ces éléments, il s'en trouve d'autres, les *cytosomes* qui se fixent et se colorent en général comme les plastés, fait qui a donné lieu pendant quelque temps à la confusion de ces deux catégories d'éléments. Aujourd'hui ils sont considérés par nombre d'auteurs comme formant un ensemble qui n'a aucune relation avec les plastés et auquel M. Dangeard a donné le nom de *cytome*.

Les éléments du cytome peuvent être arrondis ou en bâtonnets plus ou moins allongés et même filamenteux ; d'après leur forme, ce sont des *sphérosomes* ou des *mitosomes* (1).

Toutefois certains auteurs continuent d'appliquer le terme de *chondriosomes* ou celui de *mitochondries inactives* aux éléments du cytome, ce qui a l'inconvénient d'assimiler ce corps à des éléments variés et encore mal connus de la cellule animale.

Les cytosomes dont le rôle est encore inconnu doivent être distingués des petites gouttelettes d'huile qui ne présentent que des éléments de sécrétion du protoplasme.

A côté du plastidome et du cytome, la cellule végétale contient de petites cavités ou *vacuoles* qui constituent dans leur

1. Le mot de *microsome* a été employé provisoirement par M. Dangeard avant sa nouvelle terminologie, pour désigner les éléments du sphérome (ensemble des sphérosomes).

ensemble ce que M. Dangeard appelle le *vacuome* : son origine, son évolution et ses propriétés générales sont maintenant établies sur de nombreux documents nouveaux (1).

Les substances contenues dans les vacuoles, telles que : tannins, albuminoïdes, alcaloïdes, pigments anthocyaniques, diastases, acides divers, etc., malgré leur variété, accumulent les colorants vitaux grâce à une substance dissoute dans le suc vacuolaire où elle forme une solution colloïdale nommée par M. Dangeard *métachromatine* ou *chromidium* selon la nouvelle terminologie. Cette substance sous l'action de divers fixateurs se précipite en *corpuscules métachromatiques* ou *endochromidies* de tailles et de formes variées.

La couleur de ces corps varie selon les diverses substances mélangées à la chromatine qui généralement se colore en noir par l'hématoxyline ferrique.

Dans ce cas, la couleur est plus ou moins jaunâtre.

1. Consulter à ce sujet le mémoire suivant : Pierre Dangeard, *Recherches de Biologie cellulaire* (*Le Botaniste*, série XV, 1923, p. 1-239, avec planches en couleur).

TECHNIQUE

Les échantillons étudiés dans ce mémoire viennent de nombreuses localités ainsi que nous l'indiquerons dans le cours de ce travail. Cependant, nous devons faire remarquer que la plus grande partie de ces matériaux ont été récoltés dans les Hautes-Pyrénées, à Barèges pendant les vacances d'été de l'année scolaire 1925. Quelques espèces nous ont été envoyées ; nous sommes heureuse de témoigner ici notre reconnaissance à toutes les personnes qui ont bien voulu nous fournir des échantillons nécessaires à nos études.

Toutefois, nous avons préféré les matériaux frais que nous avons pu fixer sur place ou aussitôt après la récolte.

LES FIXATIONS.

Nous avons employé pour l'étude cytologique divers fixateurs. Pour l'étude spéciale du noyau nous avons employé le picroformol de Bouin, le liquide de Laguesse et le liquide de Flemming (Fort). Dans quelques cas ces derniers ayant beaucoup noirci les matières grasses et les tannins abondants par l'acide osmique que ces fixateurs contiennent, ont rendu les préparations presque inutilisables. Dans ces cas nous avons employé particulièrement le premier fixateur.

1° Liquide de Bouin (Picroformol).

Solution aqueuse saturée d'acide picrique....	15 parties
Formol commercial à 40 0/0.....	4 »
Acide acétique.....	1 partie

Ce réactif fixe admirablement les noyaux et rend possible une bonne observation des phénomènes nucléaires ; l'hématoxyline se fixant très bien sur les éléments nucléaires autres que les nucléoles.

Les échantillons fixés peuvent séjourner dans ce mélange pendant quarante-huit heures. Nous lavons ensuite quelques heures à l'eau courante. Pour la fixation du cytoplasme, étant donné qu'un fixateur ne peut pas mettre en évidence tous les éléments cellulaires à la fois, nous avons employé divers réactifs, spécialement le liquide chromo-osmique de Laguesse et le liquide de Regaud.

Le liquide de Laguesse, dont voici la formule, nous a donné des résultats supérieurs à tous les réactifs employés.

2° Acide osmique à 2 0/0.....	4 cmc.
Acide chronique à 1 0/0.....	8 cmc.
Acide acétique une goutte.	

Il est meilleur non seulement parce qu'il conserve intact le cytoplasme avec ses inclusions, mais parce que grâce à sa base d'acide osmique, il joue le rôle d'un réactif microchimique colorant en brun noir les globules graisseux.

En même temps il est un très bon fixateur du noyau.

Comme pour le picroformol cette fixation demande un séjour de quarante-huit heures à peu près.

Le fixateur de Regaud nous a donné aussi de bons résultats. Ce fixateur consiste en un mélange d'une :

3° Solution aqueuse de bichromate de K à 3 0/0....	8 parties
Formol commercial à 40 0/0.....	2 parties

Il est préférable de changer le liquide dès qu'il devient trouble, pendant les cinq ou six jours de fixation. Après cette fixation les matériaux ont séjourné dix jours dans un simple bain de bichromate de K à 3 % (procès de post-chromisation).

Nous avons fait choix du fixateur de Regaud car il nous

a donné de bons résultats en ce qui concerne le vacuome.

Pour le noyau ce fixateur ne rend visible que le nucléole. Parfois les noyaux apparaissent comme des simples taches homogènes.

Outre ces fixateurs, nous avons employé quelques fois d'autres fixateurs appelés encore « fixateurs mitochondriaux » (la solution de Benda, Meves, Altmann, Küll, etc.). mais, nous sommes spécialement bornée à l'emploi des trois fixateurs décrits.

Après la fixation on procède au lavage des échantillons. Ce lavage qui constitue une opération aussi délicate que nécessaire a été parfaitement réalisée dans notre laboratoire par un appareil ingénieusement construit par notre collègue. M. S. Kharbush. Cet appareil permet le lavage à grande eau courante de plusieurs échantillons différents, à la fois. Après une journée de lavage on procède à la déshydratation des matériaux suivant la technique classique qui exige l'emploi de quelques bains d'alcool de divers degrés jusqu'à l'alcool absolu, suivis de deux ou trois bains de xylol. Cette opération achevée on procède à l'inclusion dans la paraffine.

LES COLORATIONS.

Comme coloration spéciale aux fixateurs employés, nous avons adopté particulièrement l'hématoxyline ferrique (Heidenhain) dont voici la formule :

Eau distillée	80 cmc.
Alcool à 95°	10 «
Glycérine	10 «
Hématoxyline	1 gr.

D'autres méthodes de coloration ont été employées plus rarement par le fait que les colorations obtenues n'ont pas donné la netteté offerte par l'hématoxyline.

Une bonne coloration exige un mordantage de douze heures

au moins (c'est préférable 24 heures) pour se colorer dans la solution d'hématoxyline. Après la coloration qui est généralement forte à cause de la grande électivité du colorant, on procède, sous le microscope, à la différenciation (régression) jusqu'à ce que le cytoplasme et la membrane cellulaire soient à peine colorés pour le cas que nous voulons étudier le noyau et les mitoses ; on pousse moins la régression lorsqu'il s'agit d'une étude spéciale du cytoplasme. Ainsi une préparation bien mise au point et ayant subi une déshydratation complète jusqu'à l'alcool absolu, ainsi qu'un éclaircissement parfait au xylol, est montée dans une solution de baume du Canada.

EXAMEN VITAL.

Nos observations n'ont pas porté seulement sur du matériel fixé, mais aussi sur des échantillons frais.

L'examen vital a été fait sur des coupes minces faites à la main et montées directement dans l'eau.

Généralement, nous avons employé des colorants vitaux tels que le rouge neutre et le bleu de crésyl, dans des solutions diluées. Ces colorants surtout le rouge neutre ont donné de très bons résultats concernant les précipitations vacuolaires. Le bleu de méthylène et le violet de gentiane ont été employés également. Nous avons réussi quelquefois à colorer vitalement par le violet dahlia et le vert janus les éléments du cytome. La coloration vitale ou post-vitale de matières grasses a été réalisée soit par l'acide osmique, soit par le bleu d'Indophénol (mélange Nadi) qui consiste en un mélange fait au moment de l'emploi de deux parties égales de deux solutions aqueuses : une solution de chlorhydrate de diaméthylparaphénylène-diamine à 0,5 % ajoutée à une solution de thymol ou d' α naphthol à 5 %.

Enfin, une solution iodo-iodurée de potassium :

Eau distillée.....	300 gr.
Iode crist.....	1 gr.
Iodure de K.....	2 gr.

a été employée comme colorant post-vital de l'amidon. Le réactif colore ce dernier en bleu noir tandis que le glyco-gène prend une coloration brune-rougeâtre.

PREMIÈRE PARTIE

ETUDE MORPHOLOGIQUE ET CYTOLOGIQUE DES ESPÈCES

HISTORIQUE.

La question de la sexualité chez les Exoascées a préoccupé depuis longtemps divers auteurs et quelques travaux intéressants ont été consacrés à ce sujet. Les affinités de cette famille, malgré ces recherches, restent encore assez obscures et leur place par conséquent n'est pas encore bien déterminée dans la systématique des champignons.

Les beaux travaux de Tulasne, Brefeld, Schröter, Rostrop, Cohn, Sadebeck, Giesenhagen, Stewens, etc... ont conduit, en effet, à une description morphologique assez complète des espèces et même à leur classification, celle-ci ayant donné lieu à diverses controverses.

Nous insisterons surtout sur les recherches cytologiques, sur les phénomènes sexuels de ces champignons, afin de nous rendre compte de leurs caractères et manifestations intimes.

Nous passerons rapidement en revue les principaux travaux qui ont été entrepris à ce sujet.

Le plus ancien auteur fut Schmitz qui, en 1879, étudia *Taphrina* (*Exoascus*) *Pruni* ; c'est la formation des ascospores qui a préoccupé ce savant. Il n'a pu observer qu'une

formation progressive des noyaux dans l'asque jusqu'au nombre de huit, autour desquels se différencie le cytoplasme pour former les huit ascospores. A ce stade succède un autre où l'asque est plein d'ascospores, mais l'auteur n'a pas trouvé le mode de cette formation; Sadebeck, dont les travaux sur cette famille sont très intéressants au point de vue biologique et morphologique fut le premier qui, en 1884, observa chez quelques espèces d'Exoascées, *Taphrina Crataegi*, *Taphrina Turgida*, *Exoascus flavus*, des phases karyokinétiques; mais il n'a signalé aucun détail concernant les chromosomes. De plus, n'ayant pas prévu l'existence d'une fécondation, il n'a pas signalé les cellules ascogènes jeunes avec les deux noyaux, ni vu leur fusion.

L'année suivante en 1885, Fisch, dans un mémoire sur *l'Ascomyces endogenus*, expose quelques phases mitotiques, mais les figures qu'il nous présente sont tout à fait insuffisantes. Il signale d'abord l'apparition, dans le noyau, de quelques corpuscules de diverses dimensions sans insister sur leurs détails et il décrit ensuite les trois mitoses, montrant des gros chromosomes en nombre variable. Quant aux cellules binucléées et à la fusion de leurs noyaux, lui aussi, comme Sadebeck ne prévoyait pas que le noyau de l'asque fût le produit d'une fécondation.

On doit à M. Dangeard la découverte de l'origine du noyau sexuel de l'asque.

Par analogie avec d'autres groupes de champignons qu'il a étudiés, il prévint que l'asque, comme la baside, devaient être le siège d'une fusion entre deux noyaux seulement et non entre plusieurs noyaux comme l'ont affirmé divers auteurs.

En 1894, étudiant *l'Exoascus deformans* il donna des détails sur les noyaux végétatifs, il remarqua la présence de deux noyaux dans les cellules jeunes, il observa leur fusion dans les cellules ascogènes et il vit un seul noyau dans l'asque.

Après la fusion, la cellule est un asque dont le noyau au

moment de la germination subit trois bipartitions successives pour former les noyaux de huit ascospores.

Cependant, ce savant ne nous décrit pas les différentes manifestations karyokinétiques.

Nous arrivons donc avec M. Dangeard à connaître le point le plus important en ce qui concerne l'évolution nucléaire. Dans ces conditions il était donc désirable qu'une étude histologique complète des organes reproducteurs des Exoascées, vînt fournir des résultats intéressants relativement à leurs affinités.

En effet, quelques années plus tard, Ikeno, entreprend une série de recherches sur un certain nombre d'espèces.

Il commence en 1901 avec *Taphrina Johansonii* où il constate l'existence de deux noyaux dans les cellules ascogènes et il voit même ces noyaux se rapprocher pour subir la fusion dite « fusion dangeardienne ».

Le noyau qui en résulte subit une fragmentation de la substance chromatique « ein Zerklüftung des chromatin-körper ».

Ces corps, d'après lui, vont servir à la formation des ascospores, c'est-à-dire qu'ils représentent les noyaux des spores. Il croit, cependant, que la substance chromatique est seulement en partie destinée à former les spores, la plupart de celle-ci étant résorbée dans le cytoplasme de l'asque.

Au moment de la germination, le cytoplasme se concentre autour de chacun de ces noyaux pour former les spores. A la suite de cette étude il conclut à l'absence d'une division mitotique et pour ces raisons, il considère les phénomènes comme analogues à ceux qui se passent dans un sporange de *Phycomycète*. Deux ans plus tard il reprend ce sujet en étudiant *Taphrina Kusanoi*, *T. Cerasi*, *T. Pruni* et *Taphrina deformans*.

Il observe la fusion nucléaire dans toutes ces espèces.

Quant à la division nucléaire, il arrive à des résultats différents. Bien qu'il ait étudié avec beaucoup de soin l'évo-

lution nucléaire chez *Taphrina deformans* et *Taphrina Kusanoi*, il n'a pu mettre en évidence aucune phase mitotique. Il a trouvé un processus irrégulier de division, des fragmentations successives du noyau de l'asque pour distribuer la chromatine aux spores. Par contre, les résultats obtenus par l'étude cytologique de *Taphrina Cerasi*, lui confirment ceux de Sadebeck et Fisch.

En effet, il voit à la suite de la fusion nucléaire, le noyau se diviser indirectement.

A la mitose chaque noyau forme une figure karyokinétique sans fuseau bien caractérisé ni centrosome et en ce qui concerne les chromosomes il ne donne aucun détail. Chez *Taphrina Pruni* l'auteur signale aussi les indices d'une mitose. Des années plus tard, Juel étudia d'une façon plus approfondie la structure et les mitoses des noyaux d'un certain nombre d'espèces. Continuant à deux reprises cette étude il nous a donné d'intéressants détails sur les noyaux et leur division.

Dans un beau mémoire sur les Hémiascées (1921) se rapportant à une dizaine d'espèces, il expose les résultats obtenus que nous tâcherons de résumer brièvement.

Il confirme d'abord l'existence d'une fusion nucléaire pour chaque espèce ; en même temps il observe la disposition des noyaux par couple.

Il a trouvé chez quelques espèces (*Taphrina Cerasi*, *T. Pruni*, *T. Rostrupiana*) de vraies figures karyokinétiques, mais ni le fuseau ni les centrosomes ne sont bien définis. Quant aux chromosomes il ne leur attribue pas une grande importance, et, d'après les figures qu'il expose, le nombre de ceux-ci est supérieur à celui que nous avons constaté dans nos observations.

Chez *Taphrina épiphylla* il croit d'après la position des noyaux à l'existence d'un fuseau transversal dans la première mitose. Chez d'autres espèces, il n'a vu aucune trace de mitose.

Pour *Taphrina bullata* il arrive à l'idée que la division doit se passer pendant la nuit.

Etudiant la formation des spores chez *Taphrina aurea*, il aboutit aux mêmes résultats que Ikéno a obtenu pour *Taphrina Johansonii*. Juel croit que dans cette espèce il n'y a que deux noyaux qui forment les spores. De même, pour *Taphrina Carnea* où un seul noyau forme les spores, tandis que les autres, plus petits, dégénèrent.

Les recherches de Juel ont eu pour objet d'établir une affinité entre les trois genres : *Protomyces*, *Taphridium* et *Taphrina* et d'après beaucoup d'observations il tend surtout à rapprocher *Taphrina* de *Taphridium* dont l'organe reproducteur correspond à un sporange.

Il ne semble pas cependant d'après nos observations que cette assimilation soit exacte et les phénomènes histologiques suffisent pour établir que l'organe reproducteur des Exoascées a tous les caractères d'un véritable asque ainsi que nous allons le montrer au cours de ce travail.

En effet, nous avons étendu ces résultats à plusieurs espèces d'Exoascées de telle sorte que nous avons des raisons de croire qu'ils sont probablement communs à toute la famille.

Il faudrait encore citer, si le point biologique devait constituer une partie de ce travail, les récents travaux des auteurs américains se rapportant à la culture de ces champignons, dont les résultats obtenus ne sont pas tout à fait satisfaisants au point de vue de cytologie pure.

ÉTUDE DES TYPES

Exoascus deformans (Berk) Fuck.

L'*Exoascus deformans* qui produit la maladie connue en France sous le nom de « Cloque du pêcher », Peach Leaf Curl, en Angleterre et Amérique, Kräuselkrankheit en Allemagne, etc., a été signalé pour la première fois en Europe en 1857 par Berkeley qui l'avait décrit sous le nom d'*Ascomyces deformans* (1).

Tulasne en 1866 n'avait reconnu sur les feuilles cloquées du *Persica vulgaris* L. que les appareils de fructification d'un champignon qu'il avait nommé *Taphrina deformans* (2) et dont la description a été donnée dans un mémoire.

Fuckel (1869) décrit l'*Exoascus deformans* (3) forma *Persica* et *Cerasi* produisant les balais de sorcière sur le cerisier tandis que la même espèce a été signalée par Rathay (1880) sous le nom d'*Exoascus Wiesnerii* (4) donnant des balais de sorcière sur *Prunus avium*, *Cerasus* et *Chamaecerasus*.

La distribution géographique de ce champignon est la suivante : en Europe centrale, Italie du nord, Danemark, Angleterre, dans l'Amérique du Sud, au nord et au sud de l'Afrique, en Australie, au Japon, en Chine, etc...

Caractères extérieurs de la maladie.

La cloque du pêcher apparaît de bonne heure au printemps : le mycélium du champignon hibernant dans l'écorce

1. *Introd. to Crypt. Bot.*, p. 284.

2. *Ann. Sc. nat.*, 5^e sér., t. V.

3. *Symbolae mycologicae*, p. 252.

4. *Osterr. bot. Zgt.*, 1880, n° 7, LXXXIII Bande der Sitzb. d. K. Akad. d. Wissensch. I Abthl, Marz Heft 1881.

et le tissu médullaire des jeunes rameaux infecte les feuilles à l'ouverture des bourgeons.

Le champignon peut attaquer à la fois les feuilles et les rameaux dont la déformation est très visible, tandis que pour les fruits elle l'est moins.

Les feuilles affectées sont déformées, tordues, cloquées ; elles deviennent lisses et luisantes d'abord, teintées de rouge souvent ; elles pâlisent, la couleur verte disparaît ; en même temps les feuilles deviennent cassantes et s'épaississent considérablement.

Au moment de la fructification on voit la surface supérieure de la feuille se couvrir d'un velouté fin qui lui donne l'aspect farineux.

La cloque se rencontre aussi sur les jeunes rameaux sous forme de boursofflures irrégulières, charnues, décolorées.

Les fruits sont atteints aussi et le champignon produit des taches pâles ou vert jaunâtre suivies de l'échaudage précoce des jeunes pêches.

On a attribué longtemps la maladie de la cloque aux piqures des pucerons. Ces derniers, irritant la feuille, lui causent presque les mêmes déformations, mais l'aspect farineux au moment de la fructification distingue la feuille parasitée de l'autre qui reste toujours sous l'aspect luisant.

Néanmoins, il y avait des auteurs qui pensaient que la feuille cloquée était produite par d'autres causes. En effet, divers auteurs, surtout des horticulteurs, considéraient que les altérations du tissu de la feuille étaient dues aux conditions défavorables de végétation telle que le relèvement de la température après une époque de pluies froides.

Cette croyance allait si loin qu'ils ont ignoré dans les traités de Pathologie (Kuehn et Hallier) la maladie de la cloque du pêcher.

Par contre, la maladie a été déjà signalée, et De Candolle, dans sa *Physiologie végétale* citait avec doute l'opinion des

auteurs qui attribuaient les déformations à d'autres raisons que le parasitisme.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DU CHAMPIGNON.

Nous avons récolté cette espèce à l'École d'Horticulture de Versailles à la fin d'avril 1925. Les échantillons ont été fixés sur place dans divers fixateurs.

Des coupes tangentielles et transversales permettent de faire une étude assez complète sur l'évolution de ce champignon. Dans le développement du mycélium de ce champignon, Pierce a reconnu trois formes des hyphes : *des hyphes végétatives* qui sont des tubes cloisonnés aux diamètres et ramifications différentes ; *des hyphes distributives* qui sont plus longues, parallèles aux cellules épidermiques et avec un diamètre uniforme et *des hyphes fructifères* ou fertiles, des cellules arrondies qui vont se modifier pour donner naissance aux asques.

En effet, les filaments mycéliens, très abondants dans le tissu interne de la feuille, se montrent simples à leur début et d'un faible diamètre. A mesure qu'ils se développent ils grossissent, en même temps que le thalle devient composé d'articles plus ou moins allongés, irréguliers, arrondis ou cylindriques aux diamètres variables, relativement grands.

Ces filaments rampent dans les espaces intercellulaires sans pénétrer à l'intérieur des cellules. Ils se trouvent appliqués sur les membranes cellulaires de la plante hospitalière.

Le thalle peut se rencontrer soit dans une partie de la feuille, dans la région supérieure et en ce cas il pousse ses ramifications jusqu'aux faisceaux vasculaires, soit dans toute l'épaisseur du tissu et même d'après nos observations atteignant parfois la surface de l'épiderme inférieur. Les filaments mycéliens se ramifient au fur et à mesure de leur progression de façon à accroître la surface d'action du para-

site : en outre, à mesure qu'ils se rapprochent de l'épiderme, ils tendent à constituer un réseau dont les mailles correspondent aux cloisons des cellules épidermiques. Plus tard ces filaments s'enfoncent entre ces cellules et viennent s'installer entre elles et la cuticule constituant ainsi une couche continue des cellules qui se transforment en éléments presque arrondis : ce sont les cellules ascogènes qui vont devenir asques. En somme dans l'évolution de l'*Exoascus deformans* nous avons considéré deux types de tissu mycélien : a) le *mycélium végétatif* qui manifeste la tendance à se loger dans la région interne du tissu ayant pour but de se procurer sa nourriture ; b) le *mycélium fructifère* ; ce sont les filaments qui se dressent entre les cellules épidermiques pour gagner la surface externe au-dessus de l'épiderme. Les cellules qui les constituent vont soulever la cuticule à un moment donné pour se développer et former l'organe reproducteur, l'asque qui atteint à son maximum de développement une longueur de 25-40 μ sur 8-11 μ de largeur.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE DU MYCÉLIUM.

a) *Mycélium végétatif.*

Cytoplasme. — Les cellules qui composent les filaments mycéliens sont plus ou moins riches en cytoplasme qui est généralement abondant dans les articles terminaux. Au fur et à mesure que le thalle avance en âge, le cytoplasme se réduit à quelques réseaux qui semblent relier les noyaux aux parois cellulaires ; en somme, ces cellules se vacuolisent peu à peu. On trouve même des cellules presque vides sur le trajet mycélien.

Le cytoplasme est imprégné d'un nombre de petites sphères très régulières et bien colorables par l'hématoxyline. Ce sont les *cytosomes* dont l'ensemble constitue le *cytome* ; ils sont très abondants dans le cytoplasme des articles termi-

naux distribués sur les parois aussi bien qu'au centre de la cellule, et, dans les cellules plus âgées, ils se trouvent sur les parois et les réseaux cytoplasmiques.

Outre les cytosomes on trouve également dans le cytoplasme de petits granules de dimensions différentes les uns

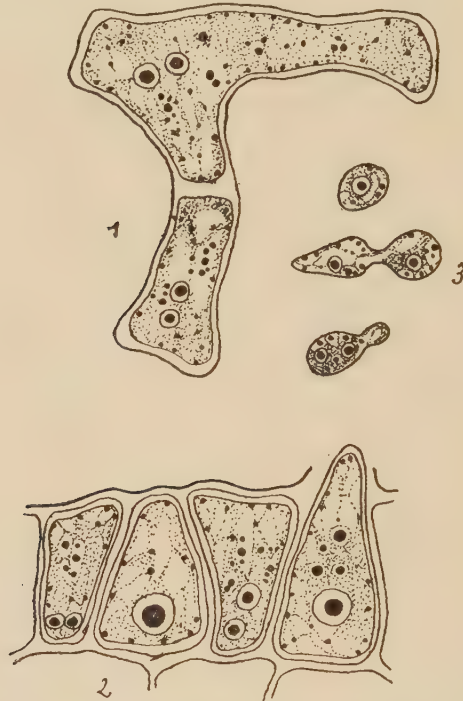


Fig. 1. — 1. Cellules binucléées du mycélium végétatif et 2. cellules ascogènes; on y voit les cytosomes sphériques dans le cytoplasme tandis que dans les vacuoles se trouvent les chromidies de diverses tailles. 3. Spores en bourgeonnement présentant un ou deux noyaux, des endochromidies et des cytosomes.

petits, les autres plus grands et fortement colorés par l'hématoxyline. Observés avec attention on voit que ces granules sont entourés d'une auréole, parfois plusieurs granules sont renfermés dans une même auréole. Ce sont les corpuscules métachromatiques, les *endochromidies* précipités dans de petites vacuoles (fig. 1).

Noyaux. — Le nombre des noyaux dans chaque article est généralement de deux ; toutefois il existe des cellules à plusieurs noyaux où le nombre peut atteindre le chiffre de douze ou quatorze. Ces articles plurinucléés subissent des cloisonnements qui ramènent à deux le nombre des noyaux par article (fig. 2).

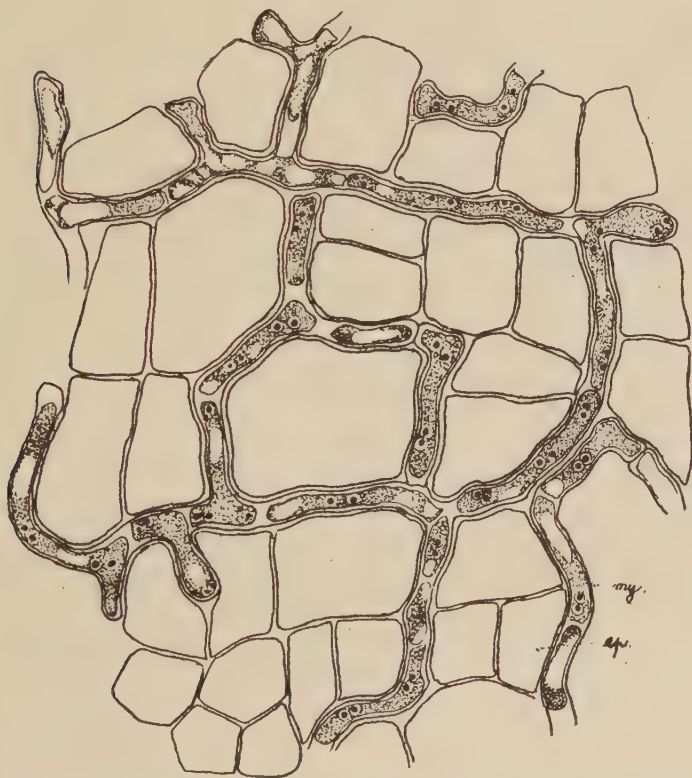


Fig. 2. — Coupe tangentielle dans une feuille cloquée, montrant de longs filaments mycéliens qui cheminent entre les cellules de l'hôte. Sur le trajet mycélien on voit des cellules presque vides, les cellules âgées ; des cellules binucléées et des cellules plurinucléées.

Ces noyaux disposés par couples se composent d'un nucléole assez gros, fortement colorable par l'hématoxyline et la safranine et entouré par une membrane fine.

b) *Mycélium fructifère.*

Les filaments mycéliens qui s'étendent à la surface de la feuille entre la cuticule et l'épiderme, sont constitués généralement par des cellules binucléées transformées en éléments arrondis.

La figure 1-2 montre ces cellules binucléées entourées d'autres cellules à un seul noyau beaucoup plus gros et pourvu d'une membrane bien distincte. Ce sont des noyaux fécondés qui montrent une grande affinité pour les réactifs.

Le cytoplasme de ces cellules est très dense et riche en granulations chromatiques. On distingue les cytosomes qui sont disposés généralement sur les parois cellulaires : ils sont uniformes et bien colorés. On observe encore des corpuscules métachromatiques de dimensions variables atteignant parfois la dimension des nucléoles.

Membrane basilaire. — A un moment donné, le contenu de l'asque va se ramasser dans les deux tiers de la partie supérieure alors que dans le tiers inférieur reste une cellule presque vide, nommée *cellule basilaire*. A ce moment le cytoplasme de l'asque est très dense et contient un gros noyau. Le sommet de l'asque est alvéolaire et renferme du glycogène. Il existe encore des corpuscules métachromatiques ; quant aux cytosomes ils disparaissent aussitôt que le noyau entre en division.

La cellule basilaire est séparée de l'asque proprement dit par une membrane basilaire dont la formation a été étudiée par divers auteurs. A ce propos Pierce écrit : « The contents of the forming ascus are finally granular and as the ascus elongates, these contents crowd into the upper portion and a septum is formed between the basal part in such a manner as to cut off the now emptied ascogenous cell as a stalk cell for the ascus. »

La formation de la membrane dans un stade jeune, décrite

par Pierce, est analogue à celle que Sadebeck a donné pour *Taphrina Ulmi* et *Taphrina Tosquinetti*.

Giesenhagen, étudiant cette formation chez *Taphrina deformans* n'arrive pas aux mêmes observations que ces deux auteurs. D'après lui l'apparition de la membrane se fait après la formation des spores tandis que pour les premiers auteurs elle se forme à un stade jeune de l'asque. Ikeno, a suivi aussi ce processus chez *Taphrina deformans* et il a observé que la séparation de la cellule basilaire de l'asque a lieu dans un jeune stade. Il a constaté que dans le cytoplasme de l'asque apparaissent en petit nombre des corpuscules fins bien colorés qui s'assemblent selon un plan transversal dans l'asque. Aux dépens de ces granules doit se former la cloison qui prend l'aspect d'une ligne mince et distincte qui va former la membrane basilaire. Toutefois, dans quelques cas, il croit avoir vu l'apparition de la membrane après la formation des spores. En ce cas, ces observations confirmeraient celles de Giesenhagen.

Ces faits nous ont donc laissé croire que le moment de la formation de la membrane basilaire n'est pas stable. Nous avons suivi avec beaucoup d'intérêt ce processus et nous pouvons affirmer avec certitude d'après plusieurs observations que cette membrane se forme à l'état jeune de l'asque, avant que le noyau entre en division.

Quant à la membrane du champignon, elle est très épaisse et dépourvue de coloration propre. Elle ne se colore pas avec l'hématoxyline et avec la roseazurine elle prend une belle coloration rosée.

En effet, de belles préparations à double coloration, safranine et vert-lumière, nous montrent la membrane des cellules mycéliennes très épaisse et bien colorée par le vert lumière. Dans les colorations à l'hématoxyline cette membrane n'est pas colorable, elle reste incolore comme à l'état naturel. Le cytoplasme de ces cellules est d'un rouge violacé. Nous n'avons pas observé la coloration des cytosomes

dans ces cellules, néanmoins ils sont bien colorés en rouge par la safranine dans les cellules de l'hôte. Quant aux noyaux du champignon ils se colorent d'un beau rouge par la safranine. De même, les nucléoles des noyaux de l'hôte.

L'ÉVOLUTION NUCLÉAIRE DE L'*EXOASCUS DEFORMANS*.

L'étude cytologique de l'*Exoascus deformans* nous a donné des résultats satisfaisants. Ayant utilisé du matériel fixé sur place nous avons réussi à obtenir de nombreuses mitoses aussi bien dans l'organe reproducteur que dans le thalle.

Les fixations au Laguesse et au picroformol nous ont donné les meilleurs résultats. Comme coloration nous avons employé de préférence l'hématoxyline ferrique.

Thalle. — Le mycélium qui glisse entre les cellules de l'hôte est formé de cellules plus ou moins allongées renfermant d'ordinaire deux noyaux. C'est M. Dangeard qui a montré pour la première fois la disposition par couple de ces noyaux. Ces noyaux sont arrondis et présentent un nucléole assez gros pour la petite taille du noyau. A l'extrémité des filaments se trouvent des cellules jeunes en voie de croissance. C'est dans ces cellules qu'on observe généralement les mitoses. Les figures 1, 2, 3, planche I. A montrent des divisions végétatives dans des articles du thalle possédant un nombre assez grand d'éléments nucléaires. Les noyaux entrent en activité en même temps et leurs mitoses sont simultanées. Le fuseau nucléaire présente un centrosome à chacune des extrémités ; au stade de la plaque équatoriale on ne compte que deux chromosomes : ceux-ci se dédoublent par une scission longitudinale d'une telle manière qu'on peut facilement compter quatre chromosomes. Chaque moitié se rend au voisinage d'un centrosome pour assurer la reconstitution de deux noyaux. Aussitôt plusieurs couples de noyaux formés, des cloisons vont séparer des cellules binucléées.

Fusion nucléaire. — Arrivés à la maturité, après que les filaments mycéliens ont gagné la partie supérieure de l'épiderme, ces deux noyaux vont se fusionner pour former le noyau sexuel de l'asque.

M. Dangeard fut le premier qui signala cette fusion dite « fusion dangeardienne » chez cette espèce.

Les détails de cette fusion sont faciles à observer ; les deux noyaux viennent au contact l'un de l'autre, leurs nucléoles sont voisins. La membrane nucléaire disparaît entre les deux noyaux qui se fusionnent intimement (fig. 3). Le



Fig. 3. — Fusion nucléaire.

noyau de fécondation ainsi formé possède donc quatre chromosomes et l'asque représente ainsi un stade *diploïde*.

Appareil fructifère. — Le noyau sexuel de l'asque présente une taille environ deux fois plus grande que celle de chacun des noyaux primaires. Il montre à ce moment un gros nucléole, un filament chromatique évident et une membrane nucléaire bien délimitée.

Peu après la fécondation, la cellule-mère perce la cuticule et se développe en une papille, le jeune asque, qui s'allonge perpendiculairement à la surface de la feuille.

Il est très intéressant de noter la présence de deux corps sphériques qui occupent les pôles du noyau : l'un entre la base et le noyau de l'asque et l'autre entre celui-ci et le sommet de l'asque. Nous ne pouvons pas nous prononcer sur la nature de ces organites, vu leur inconstance dans les cellules. Toutefois, nous pouvons dire qu'on observe l'apparition d'un tel corps vers le pôle supérieur du noyau après la fécondation. A un moment donné, à côté de celui-ci se

trouve un autre qui s'éloigne du premier pour occuper le pôle inférieur (fig. 13, 14, 15, pl. A). Lorsque les asques ont atteint une certaine maturité leur noyau va entrer en division.

La figure 4, planche I, A présente un gros noyau au stade du spirème, montrant des filaments chromatiques fins et entortillés qui laissent voir le nucléole. Ces filaments chromatiques finissent par se segmenter ainsi dans la figure 5, planche I nous voyons à la périphérie de la membrane dont le contour est devenu flou, de petites granulations ; le nucléole devenu un peu vacuolaire se trouve à ce moment à la périphérie du noyau d'où il ne tardera pas à être rejeté dans le protoplasme de l'asque.

Peu après nous voyons apparaître un fuseau transversal où les centrosomes sont placés à ses extrémités. A ce moment il n'y a pas de membrane nucléaire visible ni de nucléole. A la plaque équatoriale on ne voit encore sur le fuseau que deux chromosomes comme pour les noyaux végétatifs. Ces deux chromosomes de par leur origine doivent être considérés comme bivalents étant donné qu'ils résultent de l'union de deux noyaux contenant chacun deux chromosomes. On constate donc que le nombre de chromosomes se trouve réduit de moitié (fig. 6, pl. I, A).

Les chromosomes vont s'orienter chacun vers une extrémité pour constituer deux nouveaux noyaux qui commencent à leur tour une nouvelle division. Les deux mitoses qui suivent montrent également deux chromosomes mais plus petits et moins riches en chromatine que ceux du noyau générateur. Ces chromosomes sont parfois si rapprochés l'un de l'autre qu'ils paraissent n'en former qu'un seul.

Dans ces deux divisions successives les fuseaux présentent diverses orientations (fig. 8 et 10, pl. IA).

Les huit noyaux qui en résultent, très petits d'abord, augmentent rapidement de volume en passant à l'état de repos. Ils vont compléter leurs éléments par la nutrition. Le cyto-

plasme de l'asque va se distribuer autour des noyaux : une membrane va se former ainsi que les huit noyaux deviennent les noyaux de huit ascospores.

Cependant, il y a des cas où le noyau sexuel de l'asque, n'arrive pas à former les huit ascospores et le nombre est limité alors à cinq ou sept spores telle que le montre la figure 4.

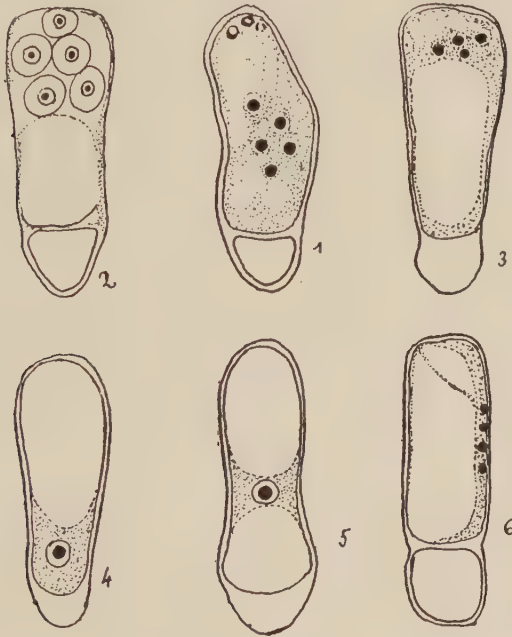


Fig. 4. — 1. Asque avec cinq noyaux au milieu tandis qu'à son sommet on voit les traces de trois noyaux qui vont disparaître. 2. Asque avec cinq spores. 3. Quatre noyaux poussés au sommet de l'asque par la formation d'une grosse vacuole. 4. A cause d'une grosse vacuole le noyau se trouve à la base de l'asque. 5. Deux vacuoles réduisent le contenu de l'asque à une masse médiane qui renferme le noyau. 6. Les noyaux peuvent être rejetés de côté par la vacuole.

Ikeno a trouvé aussi des cas où l'asque renferme cinq spores, parfois quatre ou deux seulement. Ces faits, confirment ceux de Pierce qui a trouvé également dans la même espèce, trois jusqu'à huit spores dans l'asque.

Dans ces cas anormaux qui sont d'ailleurs très rares, il

semble se passer des dégénérescences de noyaux. Dans la figure 4 on voit un asque possédant cinq noyaux complets et encore trois petits noyaux qui perdent peu à peu leur chromatine : en même temps ils présentent la tendance de se grouper à la périphérie où ils ne tarderont pas à être résorbés dans le cytoplasme. La position du noyau dans l'asque n'est pas fixe. Généralement, il occupe le centre, parfois il se trouve dans la partie supérieure ou à la base de l'asque. Le noyau subissant la pression des vacuoles qui se forment soit à la base, soit au sommet de l'asque, est poussé par celle-ci. Souvent on constate deux vacuoles en même temps et les asques contiennent alors un cytoplasme médian très dense, renfermant le noyau et à chaque pôle une grosse vacuole.

Dans certains cas à cause de la vacuole qui progresse les noyaux sont répartis dans la couche pariétale (fig. 4).

Cytologie de l'ascospore. — Les spores arrondies renferment un cytoplasme dense entouré d'une membrane incolore, épaisse et assez transparente pour permettre de voir le contenu cellulaire.

Au centre de la cellule se trouve un noyau pourvu d'un nucléole très coloré et d'une membrane nucléaire distincte.

Observées dans un état frais, les spores présentent des gouttelettes réfringentes plus ou moins nombreuses. Après fixation ces corps se colorent fortement par l'hématoxyline. On voit, en observant avec attention que ces corpuscules métachromatiques sont précipités dans de petites vacuoles (fig. 1).

Ikeno a signalé la présence de quelques corpuscules sphériques dans la spore, mais il n'a pas précisé leur nature.

Les spores mesurent 3-5 μ à peu près : arrivées à leur maturité, elles sont mises en liberté par la formation d'une fente longitudinale au sommet de l'asque. Elles tombent sur les feuilles où elles forment une poussière blanche qui donne l'aspect farineux de la feuille cloquée.

Il se présente des cas où les spores germent à l'intérieur de l'asque : les nouvelles spores ont une taille plus petite et presque ovale.

Lorsqu'on examine les spores, avant ou après la dissémination, on constate que beaucoup d'entre elles possèdent deux noyaux. La division du noyau de la spore semble se faire très rapidement, car le nombre des mitoses rencontré dans les spores est relativement petit, en rapport, avec les nombreuses préparations étudiées.

En effet, la figure 12, planche I A présente le noyau d'une spore montrant un petit corpuscule, le nucléole, à côté d'un fuseau qui porte à son centre une petite masse chromatique représentant les chromosomes.

Quant aux centrosomes, on ne constate qu'un simple renflement, aux deux pôles du fuseau. Parfois nous avons trouvé deux masses chromatiques reliées entre elles par un filament assez visible. Les spores bourgeonnent, donnant naissance à des spores secondaires. Le bourgeonnement se fait de la même manière que chez les levures. Chaque bourgeon reçoit un noyau de la spore-mère de telle sorte qu'une spore nouvelle se forme.

Il est très intéressant à noter que nous avons eu la chance de voir la formation d'un tube germinatif sur la surface supérieure de la feuille. En effet, on constate que tout le protoplasme de la spore, avec les deux noyaux, se déverse dans un bourgeon, qui s'allonge pour se développer en un tube germinatif. Le tube issu de la spore chemine à la surface de l'épiderme : quand ce filament germinatif rencontre un stomate il s'y enfonce pour se développer en un filament mycélien (V. pl. I A).

ACTION DU PARASITE SUR L'HÔTE.

a) *Modifications morphologiques.*

L'hypertrophie de la feuille du pêcher sous l'influence de l'*Exoascus deformans* peut intéresser les cellules épidermiques et parenchymateuses de l'organe ; les filaments mycé-

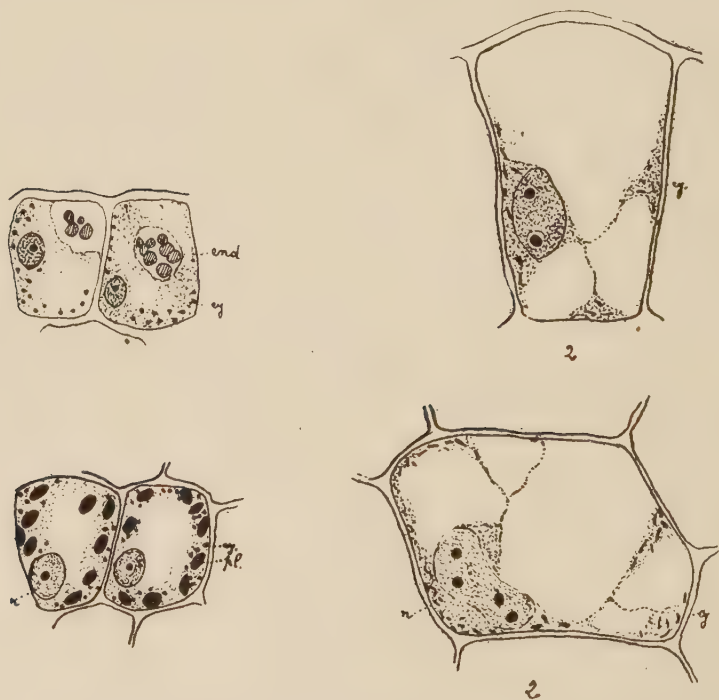


Fig. 5. — 1,1. montrent une cellule épidermique et une cellule palissadique normales ; 2 et 2. montrent les mêmes cellules dont le volume est considérablement augmenté sous l'action parasitaire.

liens contournent les faisceaux vasculaires qui semblent à être évités par le parasite ; toutefois, il y a une hypertrophie de cellules qui entourent ces faisceaux.

L'épaississement de la feuille cloquée n'est pas dû seule-

ment aux cloisonnements anormaux des cellules mais surtout à leur accroissement. La multiplication des cellules se fait dans toutes les directions. Celles-ci s'allongent beaucoup au sens vertical pour se cloisonner ensuite dans le sens tangentiel, de même que sur cette forte réaction la surface primitivement plane deviendra convexe. La multiplication des cellules ainsi que l'augmentation de leur volume conduit à l'effacement des méats intercellulaires.

Les cellules épidermiques sous l'action du mycélium s'allongent au point de prendre l'aspect de véritables cellules palissadiques. Leur volume dépasse trois ou quatre fois celui de la cellule normale (fig. 5). Les cellules palissadiques s'exagèrent aussi dans leurs caractères normaux. Elles tendent à acquérir les mêmes caractères que les cellules du mésophylle, de telle façon, qu'on ne peut distinguer les deux tissus. Il devient un tissu homogène entre les deux épidermes (fig. 6). C'est le cas où le champignon envahit tout le tissu de la feuille. Lorsque le parasite se localise seulement dans la partie supérieure de la feuille, alors l'attaque sera limitée dans quelques assises du parenchyme supérieur.

Ces transformations dépendent de la rapidité d'action du mycélium. Si le mycélium se développe rapidement, alors les cellules épidermiques externes sont vite épuisées et l'excitation parasitaire aura le plus de répercussion dans les cellules internes de la palissade.

Outre les modifications morphologiques que nous venons de décrire, il en existe d'autres d'ordre histologique et qui intéressent les inclusions cellulaires. En effet, celles-ci subissent sous l'action parasitaire, des modifications cytologiques considérables. Il convient donc de suivre successivement ce que deviennent les cellules les plus voisines de la surface où l'action du parasite se fait ressentir le plus, ensuite les cellules de plus en plus éloignées.

Nous allons maintenant exposer les résultats de nos obser-

vations sur les altérations des éléments constitutants de la cellule, en les comparant avec leur état normal dans la feuille saine.

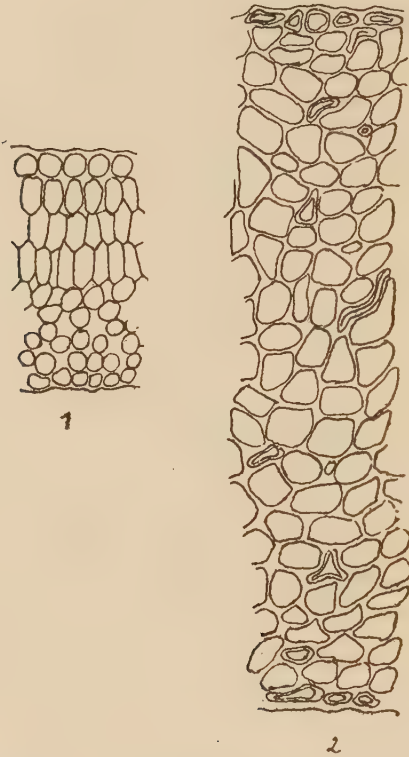


Fig. 6. — 1. Tissu d'une feuille normale. 2. Tissu affecté.

b) *Modifications cytologiques.*

Noyau. — Le noyau qui, dans la structure normale, se présente sous une forme sphérique, montre une hypertrophie parfois exagérée dans les cellules épidermiques aussi bien que dans les cellules palissadiques parasitées. Cette hypertrophie est accompagnée d'une augmentation considérable du nucléole en volume et en nombre. Au lieu d'un seul nu-

cléole comme à l'état normal il en possède deux ou trois et parfois une demi-douzaine ; ces noyaux sous l'influence du parasite accumulent donc beaucoup de chromatine nucléaire. Le contour du noyau devenu plus ou moins irrégulier,



Fig. 7. — Les filaments mycéliens, *my*, cheminent entre les cellules hypertrophiées de l'hôte : cellules avec grosse vacuole centrale, noyaux en division directe. Le cytome n'est pas représenté.

gulier, renferme un nucléoplasme dense et parsemé de granules chromatiques.

Nous avons suivi comment se comportent ces noyaux au cours de la multiplication cellulaire. Dans une note du 7 décembre 1925 (1), nous avons déclaré avoir vu des simples divisions directes de ces noyaux, soit une simple échan-

1. Sur l'*Exoascus deformans* (Berk) Fuck. C. R. Ac. Sc.

Dans des feuilles très jeunes, en voie d'accroissement, nous avons trouvé outre ces aspects de divisions directes, des véritables mitoses très nombreuses surtout dans la région saine.

L'évolution nucléaire dans ces cellules n'offre rien de particulier. Quand l'attaque est très avancée, on constate une déformation des noyaux, ils deviennent allongés ou prennent la forme d'un croissant. Ces noyaux s'appliquent généralement sur les parois cellulaires ou peuvent se lier avec par des trabécules cytoplasmiques.

Plastidome. — Dans les cellules normales de la feuille, le plastidome est représenté par de nombreux chloroplastes qui tapissent les parois des cellules en palissade et les cellules du mésophylle. Ils sont très chromatiques et se colorent en noir par l'hématoxyline ferrique. Sous l'action du parasite les chloroplastes se *transforment complètement en amyloplast*es. On voit apparaître, à leur intérieur, un nombre variable de sphérules amylacées incolores qui se développent en grains d'amidon; ceux d'un même chloroplaste donnent ainsi un grain composé où toute trace de substratum chromatique a disparu. La transformation des plastes en amyloplastes et finalement en grains d'amidon peut être observée successivement sur la même préparation en examinant surtout des coupes transversales.

Dans la profondeur du tissu les chloroplastes restent colorés en noir. La transformation débute là où les cellules commencent à subir l'action parasitaire. Dès qu'on s'éloigne un peu de la région affectée, les plastes commencent à montrer des granules incolores, qui gagnent tout le plaste de telle sorte qu'à un moment donné il ne reste qu'une trace chromatique à la périphérie qui finit elle-même par disparaître. Dans ce cas les plastes sont transformés en grains d'amidon qui peuvent être simples ou composés : simples, quand les plastes montrent à leur intérieur une simple sphérule décolorée : composés, quand les plastes montrent plusieurs sphé-

rules. Plus tard les grains d'amidon composés vont se dissocier dans un certain nombre de grains dont quelques-uns ont une taille très petite.

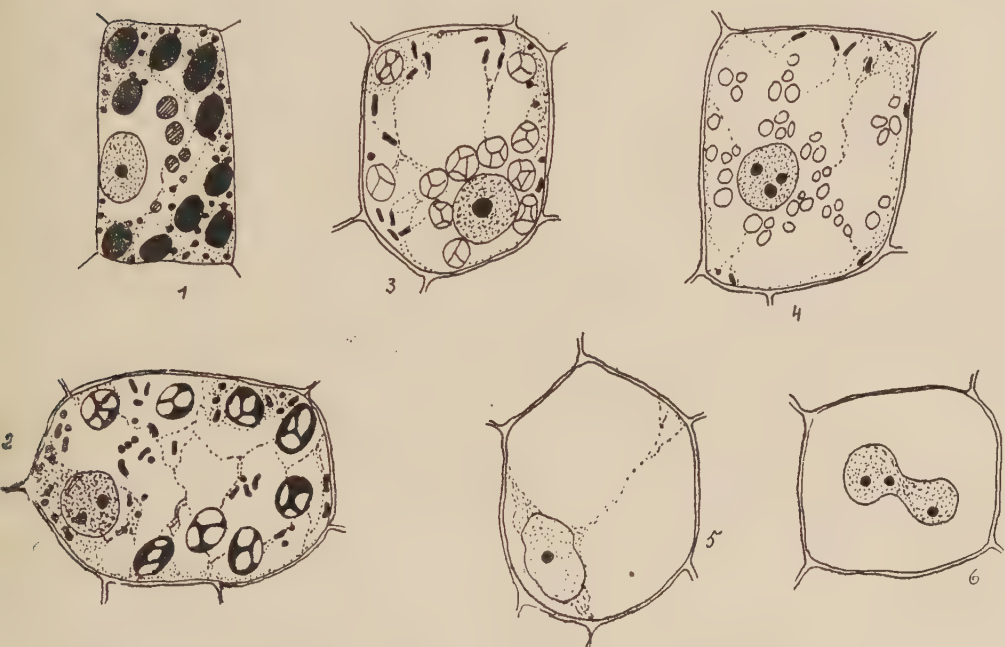


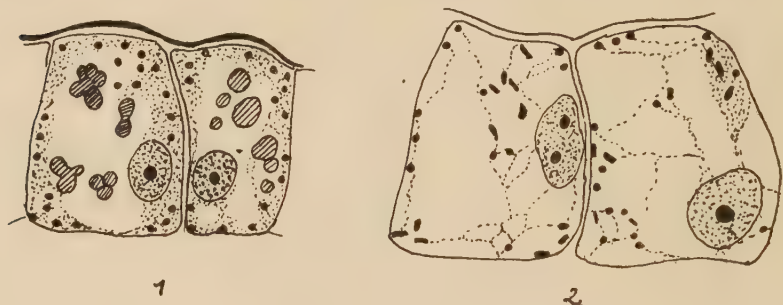
Fig. 8. — La transformation des chloroplastes en amyloplastes a lieu progressivement. 1. Cellule saine, chloroplastes colorés en noir par l'hématoxyline. 2. Début de la transformation en amyloplastes en même temps que les cytosomes se transforment en bâtonnets. 3. Grains composés d'amidon. 4. Grains d'amidon dissociés. 5. Cellule après la disparition de l'amidon. 6. Cellule où le noyau subit un étirement pour se diviser en deux.

Les grains d'amidon sont disposés généralement sur les parois cellulaires : néanmoins, dans beaucoup de cas, ils remplissent le centre de la cellule et montrent la tendance de se grouper autour du noyau. Quand l'attaque est fortement avancée, alors les grains d'amidon vont disparaître probablement à la suite d'une digestion due certainement à l'action du parasite (fig. 8).

L'examen vital du plastidome a été réalisé par une solution iodée qui colore l'amidon en bleu. Quelquefois nous

avons obtenu une teinte rougeâtre ce qui explique une transformation en amidon soluble.

Cytome. — Le cytome est constitué par une quantité considérable de petites boules très chromatiques dispersées dans le cytoplasme et surtout sur les parois cellulaires et autour des plastes. Ces éléments représentent les *cytosomes*. Ceux-ci se colorent en noir par l'hématoxyline ferrique après fixation aux fixateurs cytoplasmiques. Parmi les petits cytosomes sphériques que M. Dangeard a désigné sous le nom de *sphérosomes* on trouve également des formes en bâtonnets, les *mitosomes*; Les cytosomes sous l'action parasitaire entrent aussi progressivement en dégénéres-



g. 9. — Structure des cellules épidermiques : 1, avant et 2, après l'infection (début de l'infection); les cytosomes sphériques au début se transforment progressivement en bâtonnets. Les noyaux s'hypertrophient.

cence : beaucoup de sphérules se sont déformées. On trouve des sphérules qui ont augmenté de grosseur mêlées à un nombre assez grand de cytosomes qui ont pris la forme de petits bacilles (fig. 9). Plus tard ils se transforment en granulations irrégulières, sans signification, sur les trabécules cytoplasmiques; finalement ils perdent presque leur chromatine et finissent par disparaître.

Dans un milieu isotonique, en un examen vital, les cytosomes sont des éléments très réfringents et doués de mouvements divers.

Vacuome. — La feuille, aux endroits non parasités, pos-

sède dans les cellules épidermiques un chromidium tannifère assez dense qui se précipite sous l'action du fixateur en quelques *endochromidies* de différentes grosseurs ; ces endochromidies se colorent en brun foncé par l'hématoxyline ferrique.

Le chromidium peut précipiter en chromidies d'aspect différent (fig. 10). Parfois, il précipite en grosses chromidies



Fig. 10. — Cellules épidermiques parasitées avec cytosomes et vacuoles où le chromidium se présente sous divers aspects et tailles. *My.* mycélium sous-cuticulaire, *ép.* cellules épidermiques qui ont pris la forme de véritables cellules palissadiques.

de diverses dimensions dont la plupart sont de formes phérique ; souvent il précipite en rosette. Les cellules palissadiques normales, présentent aussi, un chromidium, réduit à quelques chromidies sphériques plus ou moins grosses. Dans les tissus attaqués la quantité de chromidium augmente considérablement dans les cellules épidermiques aussi bien que dans le parenchyme.

Au niveau des cloques, en particulier à la face supérieure, le chromidium tannifère remplit toute la vacuole d'une solution colloïdale brune et dense. L'épiderme est alors entièrement tannifère et le noyau se trouve soit caché par

cette masse sécrétée, soit placé au milieu de la cellule entre deux masses, soit jeté contre les parois cellulaires.

Au-dessous de l'épiderme on observe aussi deux ou trois assises de cellules renfermant des grosses vacuoles remplies de tannin. Examinant le vacuome sur le vivant, déjà, sans aucune coloration, on observe dans le parenchyme, des cellules à grosses vacuoles réfringentes ou parfois colorées en rose. Cette coloration qui produit extérieurement le rougissement de la feuille est due à un pigment anthocyannique.

La coloration vitale du vacuome a été réalisée au moyen du rouge neutre et bleu de crésyl. Mais avec le rouge neutre la réussite est plus aisée. Nous avons employé aussi le bichromate de K à 3 % et nous avons obtenu de très bons résultats pour la localisation du tannin dans les tissus ainsi que dans les cellules. Le colorant montre des masses d'un jaune brun précipitées dans les vacuoles. On constate donc que l'action du parasite ne semble pas entraver la formation du tannin, au contraire il la favorise plutôt.

Membrane. — La membrane cellulaire sous l'action du parasite, présente un faible épaissement. On constate que cette membrane acquiert une affinité spéciale pour la safranine. L'hématoxyline la colore en bleu-violet.

Lxoascus betulae Fuckel.

Nous avons récolté cette espèce à Barèges (Hautes-Pyrénées) sur les feuilles d'une jeune pousse de bouleau (*Betula alba* L.).

Les feuilles atteintes présentent des taches beaucoup plus pâles que le reste, un peu jaunâtres et montrant les deux faces entièrement blanches et poussiéreuses, par la suite de la présence des asques et des spores.

MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE DU CHAMPIGNON.

La localisation du champignon est entièrement sous-cuticulaire, sans que le mycélium envoie des prolongements entre les cellules épidermiques. C'est entre la cuticule et l'épiderme supérieur que le parasite s'installe de préférence ; néanmoins, la plupart de nos échantillons montrent le développement de celui-ci sur les deux faces de la feuille.

Le thalle se présente sous la forme des filaments mycéliens qui cheminent au-dessus de l'épiderme, dans toutes les directions. Ces filaments, plus ou moins rameux, forment à peu près un réseau qui laisse voir les cellules épidermiques.

Les filaments mycéliens sont cloisonnés : les cloisons séparent des articles plus ou moins longs : chaque article renferme un cytoplasme dense et très riche en granulations chromatiques. On distingue les cytosomes sphériques localisés ordinairement sur les parois cellulaires, alors que dans le centre la cellule est bourrée de globules plus ou moins gros fortement colorés en noir par l'hématoxyline : les globules se trouvent précipités dans des vacuoles ; souvent ces endochromidies sont aussi petites que les cytosomes de sorte que ceux-ci se distinguent très difficilement des précipitations fines de la métachromatine du vacuome. Enfin, le milieu de la cellule est occupé par deux noyaux placés côte à côte. Ils sont formés chacun d'un nucléole très colorable et entouré d'une membrane nucléaire excessivement fine. Dans les cellules ascogènes et dans l'asque on ne voit qu'un seul noyau beaucoup plus gros. Il occupe le centre de l'asque où le protoplasme est très dense, tandis que dans le reste, il s'organise en un très fin réticulum qui porte des cytosomes sphériques et uniformes, localisé surtout sur les parois tandis que les vacuoles montrent des précipitations métachromatiques (fig. 11). Les asques mesurent une longueur de 23-36 μ et une largeur de 8-11 μ à peu près.

ÉVOLUTION NUCLÉAIRE.

Jusqu'à l'heure actuelle, nous n'avons pas à notre connaissance, une étude précise, concernant l'évolution nucléaire chez cette espèce. Or, nos recherches, nous ont amené à déceler ce phénomène d'une manière tout à fait satisfaisante.



Fig. 11. — 1. Structure d'une cellule mycélienne : deux noyaux entourés d'un cytoplasme dense qui montre des cytosomes ; les vacuoles montrent des chromidies précipitées. 2. La même structure dans une cellule ascogène. 3. Le vacuome dans l'asque. 4. Spores avec un noyau et quelques endochromidies.

En effet, des coupes faites dans du matériel fixé au Laguesse nous ont fourni des images très nettes concernant les différentes phases de la division du noyau de l'asque.

Mycélium. — Les cellules mycéliennes sont toujours binucléées ; les deux noyaux entièrement semblables à ceux de l'*Exoascus deformans* se fusionnent de bonne heure en un noyau secondaire de sorte que nous n'avons pu constater aucune mitose dans ces cellules.

Quant à la fusion de ces noyaux, elle se fait de la même manière ; les deux noyaux se rapprochent jusqu'à ce que leurs nucléoles deviennent voisins : leur membrane nucléaire se dissout au contact pour que la fusion ait lieu. Après la

fusion il se forme un noyau beaucoup plus gros et riche en substance chromatique (fig. 1, pl. III A).

Asques. — Les phénomènes cytologiques de la formation des spores dans cette espèce sont à peu près les mêmes comme chez l'*Exoascus deformans*, sans qu'il y ait de particularités à signaler.

En somme, le noyau de fécondation s'accroît considérablement au fur et à mesure que la cellule ascogène s'allonge, perce la cuticule pour devenir asque. A ce moment, le noyau montre un gros nucléole situé au centre, un filament chromatique bien coloré et quelques corpuscules chromatiques à la périphérie du noyau (fig. 2, pl. III).

Avant le moment où commence la division nucléaire, l'asque se montre très riche en éléments chromatiques. Par contre, à sa base se sépare une cellule basilaire qui reste presque vide en montrant souvent des précipitations métachromatiques. La division débute par une fragmentation de la substance chromatique (fig. 3, pl. III) en un groupe de granules qui se réunissent ensuite en deux gros chromosomes équatoriaux sur un fuseau qui porte à chaque extrémité un centrosome (fig. 4, pl. II). A ce moment la membrane nucléaire disparaît et le nucléole en fait autant ; cependant on constate que le noyau possède un contour bien limité par le protoplasme dense de l'asque qui donne l'aspect d'une membrane. Le nucléole de son côté est expulsé dans le protoplasme de l'asque pour disparaître complètement à la fin comme nous venons de le dire.

La position du fuseau est toujours transversale et il occupe le centre de l'asque. A l'anaphase, les chromosomes s'orientent vers les centrosomes pour constituer les deux noyaux-fils qui vont se diviser à leur tour. La seconde et la troisième mitose ont lieu sans de longs intervalles et les fuseaux présentent diverses orientations. Dans ces cas, comme pour la première mitose on ne voit à la plaque équatoriale que deux

masses de chromosomes, mais dans les dernières mitoses ils sont plus petits (V. pl. III A).

Après la formation de huit noyaux, le protoplasme de l'asque se concentre autour d'eux et les spores commencent à se former (fig. 12).

Spores. — Peu à peu les spores s'arrondissent, prennent un contour régulier. Les spores peuvent atteindre à leur maturité $4\ \mu$; elles sont entourées d'une membrane hyaline et incolore qui délimite le cytoplasme de la spore; celui-

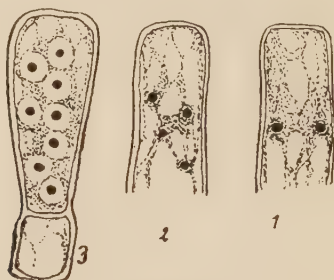


Fig. 12. — Asques : 1, fin de la première mitose ; 2, fin de la seconde mitose ; 3, noyaux en formation.

ci creusé par de petites vacuoles qui renferment des corpuscules métachromatiques montre à son centre un noyau à structure normale ; un nucléole bien coloré et un nucléoplasme limité par une membrane bien distincte.

Les spores germent par bourgeonnement à l'intérieur de l'asque. Le noyau de la spore se divise mitotiquement en deux noyaux dont l'un passe dans le bourgeon pour constituer la spore secondaire. Les spores secondaires diffèrent par leur forme un peu allongée des spores-mères dont la forme est plutôt arrondie.

Les figures 8, planche III, A montrent divers stades de divisions nucléaires dans les spores. Les centrosomes sont très nets tandis que les chromosomes sont si rapprochés qu'on ne distingue qu'une seule masse, un petit nucléole accompagne toujours le fuseau. Toutefois, dans bien des

cas nous avons réussi à discerner deux petites masses. De plus, dans cette espèce, plus que dans d'autres, nous avons pu suivre de près la division du noyau de la spore qui débute par une désorganisation de sa substance chromatique. Le nombre de huit spores est général, toutefois, il y a des cas où celui-ci est inférieur à huit et nous avons trouvé des asques à quatre, cinq ou six spores. C'est très probablement que les phénomènes se passent comme dans d'autres espèces, où il y a des dégénérescences de noyaux. Cependant, malgré de nombreuses observations, nous n'avons rien trouvé qui méritât d'être signalé.

ACTION DU PARASITE SUR L'HÔTE.

Modifications morphologiques et cytologiques.

Au point de vue morphologique, il est à noter, que la présence du champignon, ne produit d'autre action sur les tissus de l'hôte qu'une hypertrophie des cellules épidermiques et même de cellules qui sont immédiatement au-dessous de celles-ci. A la suite de cette hypertrophie, on observe encore l'effacement des méats intercellulaires de telle sorte qu'il se produit un tissu à peu près homogène.

En même temps, la plante tend à épaissir les membranes de cellules épidermiques et même de celles de l'assise sous-jacente de manière que les cellules plus profondes peuvent conserver assez de vitalité pour réagir d'une façon plus effective.

Mais, si l'action morphologique est assez réduite, il n'en est pas de même pour les inclusions cellulaires.

Vacuoles. — Toutes les cellules, qu'elles soient épidermiques ou du tissu chlorophyllien et qui ont subi l'action hypertrophiante du parasite, possèdent des grosses vacuoles dont le contenu d'un jaune brunâtre est tantôt homogène, tantôt granuleux. Souvent, ce contenu est précipité en

endochromidies de divers aspects et tailles différentes : parfois elles sont sphériques et isolées ou réunies en rosette. Ces endochromidies prennent une belle coloration noire par l'hématoxyline ferrique après fixation au Laguesse (fig. 13).

Dans les cellules épidermiques les vacuoles occupent toute la cavité cellulaire de sorte que le noyau est complètement caché ou rejeté de côté. Entre la grande vacuole et la membrane cellulaire il existe une couche cytoplasmique qui renferme quelques cytosomes ; ceux-ci bien qu'ils

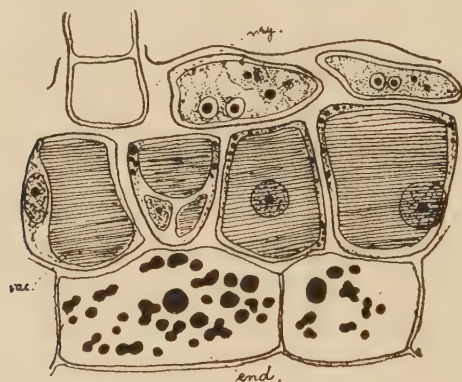


Fig. 13. — Dans les cellules épidermiques le chromidium n'est pas précipité, il laisse voir par transparence le noyau. Les cytosomes souvent gonflés se trouvent à la périphérie. Dans les cellules sous-jacentes le chromidium est précipité le plus souvent en chromidies d'aspect différent, sphérique ou en rosette.

aient gardé leur forme sphérique en général, ont augmenté de volume, ils se sont gonflés ; d'autres, se sont transformés en courts bâtonnets.

Dans beaucoup de cellules, le noyau ainsi que les plastes, subissent une pression à cause de la vacuole qui progresse, de sorte que ces éléments se montrent allongés et collés sur la membrane cellulaire.

Enfin, les cellules qui entourent les cordons libéro-ligneux sont très riches en vacuoles.

Les cellules libériennes se montrent allongées et renferment un cytoplasme qui contient très peu de cytosomes et un noyau très allongé, fusiforme, très souvent ; les précipitations métachromatiques ou endochromidies sont colorées en noir dans ces cellules ; tandis que celles de l'endoderme sont remplies d'une vacuole à contenu jaune, homogène (fig. 14).

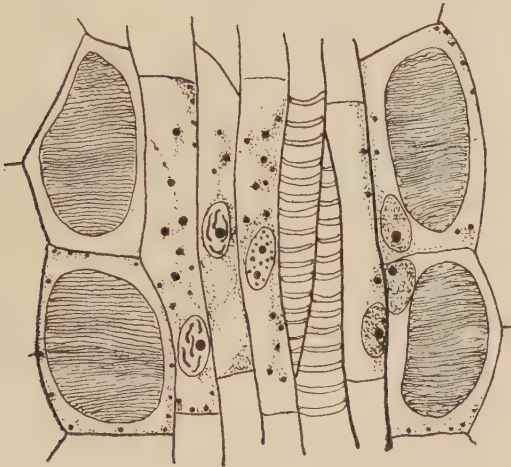


Fig. 14. — Section longitudinale montrant les cellules de l'endoderme remplies d'une grosse vacuole et quelques cytosomes à la périphérie. Dans les cellules libériennes on voit des cytosomes et des endochromidies dans des petites vacuoles.

Ces vacuoles existent même dans les feuilles non affectées et même souvent en quantité assez remarquable. En somme, la grande abondance des vacuoles dans les cellules parasitées ne veut pas dire que les cellules saines soient dépourvues de celles-ci. Elles existent comme nous venons de le dire, cependant le parasite favorise sensiblement leur formation.

Plastes. — Dans les cellules palissadiques ainsi que dans celles du mésophylle les chloroplastes se trouvent rangés au voisinage de la paroi cellulaire.

Dans les tissus hypertrophiés la disposition des plastes change d'aspect à cause de la grosse vacuole qui se forme ; les plastes s'accumulent très souvent sur un côté de la cellule et en même temps ils se présentent moins colorés (fig. 15).

A côté de ces cellules, il en existe d'autres, qui présentent un cytoplasme réduit à quelques trabécules sur lesquels on



Fig. 15. — Cellules avec chromidium non précipité, chloroplastes peu chromatiques autour de la vacuole ou autour du noyau et cytosomes sphériques et en bâtonnets.

voit les cytosomes ; quelques-uns sphériques, d'autres en bâtonnets. Ces éléments ne sont pas très visibles à cause de leur colorabilité réduite dans ces régions, tandis que dans les cellules normales ils sont très chromatiques et situés autour des plastes.

Noyau. — L'hypertrophie du noyau n'est pas très accentuée ; il montre la tendance de s'enrichir en chromatine et au lieu d'un seul nucléole il en possède deux ou trois.

***Taphrina bullata* (Berk et Br.) Ful.**

Cette espèce qui produit la cloque du poirier a été récoltée chez Vilmorin à Massy-Verrières, à la fin de juin 1925 sur les feuilles du *Pirus communis* L. Les feuilles parasitées présentent des taches vésiculeuses vertes d'abord et d'un brun noir ensuite. Au moment de la fructification, la face

inférieure devient farineuse par la présence des asques et des spores.

MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE DU CHAMPIGNON.

Ce champignon occupe la surface inférieure de la feuille en se localisant entre l'épiderme et la cuticule de celle-ci. Au début du développement, les filaments cheminent simples ou pourvus de courtes ramifications ; ces ramifications peu nombreuses d'ailleurs, s'accroissent rapidement en augmentant leur diamètre et bientôt se constitue une sorte de réseau au-dessus de l'épiderme.

Les filaments mycéliens se composent de cellules plus ou moins longues et d'un faible diamètre. Peu à peu les cellules deviennent plus courtes et plus larges jusqu'à ce que le mycélium se montre composé de cellules plus ou moins arrondies.

Les cellules mycéliennes contiennent un protoplasme très dense parsemé de cytosomes sphériques et très réguliers ; leur membrane assez épaisse ne se colore pas avec l'hématoxyline. Le nombre des noyaux dans ces cellules peut varier ; dans les cellules très longues, il se trouve plusieurs noyaux disposés par couples ; ceux-ci sont situés soit au centre de la cellule, soit, et c'est le cas le plus fréquent, accolés à la membrane (fig. 16).

Cette disposition multi-nucléaire ne tarde pas à s'effacer et à se réduire à des cellules binucléées par l'apparition des cloisons. Dans les cellules très larges, renflées, on ne trouve qu'un seul noyau beaucoup plus gros ; ces cellules représentent les cellules-mères des asques.

Les cellules ascogènes augmentent de volume, se dressent perpendiculairement à la surface de la feuille en soulevant la cuticule sans la percer. Chacune de ces cellules peut devenir asque. A leur maturité les asques présentent une dimension de $36-40 \times 7-9 \mu$.

Avant la division du noyau de l'asque, on constate que tout le contenu cellulaire se ramasse dans la partie supérieure, laissant à sa base, une cellule basilaire dont le contenu est réduit à quelques trabécules cytoplasmiques.

L'asque contient outre le noyau et les cytosomes, quelques vacuoles qui renferment souvent des endochromidies ;

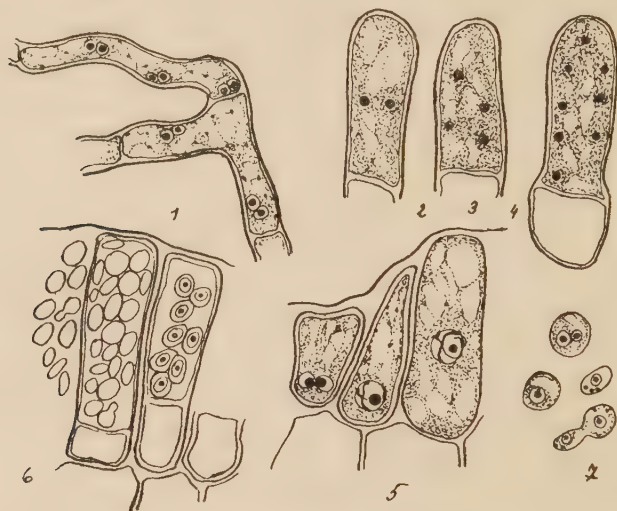


Fig. 16. — 1. Cellules mycéliennes renfermant plusieurs noyaux. 2, 3, 4. États successifs des asques après les trois bipartitions du noyau. 5. Cellules ascogènes et asques et 6, asques après la formation des spores montrant que la cuticule n'est pas encore percée. 7. Structure ordinaire des spores.

celles-ci sont très peu nombreuses dans les cellules jeunes du mycélium et leur formation semble s'accroître dans les cellules ascogènes et dans l'asque. Il est intéressant de noter chez cette espèce, que, lorsque plusieurs asques deviennent simultanément mûrs, ils ne percent pas la cuticule pour devenir libres, ils la soulèvent seulement sur une longue étendue ; de plus, le parasite peut parfaitement se reproduire, accomplir son cycle de développement complet, jusqu'à la dissémination des spores, en restant localisé tou-

jours sous la cuticule (fig. 16). On trouve fréquemment des cas où les spores, mises en liberté, germent plusieurs fois, de telle sorte qu'il y aura un amas de spores sous la cuticule. Juel, qui est le seul, à notre connaissance, qui ait donné récemment une description morphologique du champignon croit, d'après cette disposition sous-cuticulaire des asques et des ascospores, que les spores en ce cas, sont dispersées par les animaux et même par la pluie.

PHÉNOMÈNES NUCLÉAIRES.

Mycélium.

Les cellules-mères des asques dérivent chacune d'une cellule mycélienne renfermant d'abord deux noyaux ; ces deux noyaux qui présentent la structure ordinaire, c'est-à-dire un nucléole entouré d'un nucléoplasme et délimité par une membrane nucléaire distincte, se rapprochent pour, se confondre en un seul noyau (fig. 16). Après leur fusion la cellule s'allonge pour devenir asque. Juel a essayé de donner une description relative aux phénomènes nucléaires dans cette espèce, mais, n'ayant trouvé aucun indice à ce propos, il arrive à l'idée que les divisions nucléaires qui aboutissent à la formation des spores, doivent se passer pendant la nuit.

Cependant, nos observations qui ne sont pas tout à fait complètes, étant donné que la plupart de celles-ci ont porté sur du matériel trop âgé où la formation des spores était déjà achevée, nous permettent de donner quelques détails qui pourront être suffisants pour conclure que les phénomènes se passent comme dans d'autres espèces. En effet, nous avons constaté dans les cellules mycéliennes l'existence de figures très nettes rappelant les fuseaux d'une mitose.

La figure 1, planche II, B montre deux cellules mycéliennes

dont l'une à deux noyaux en repos tandis que dans l'autre les deux noyaux forment à la division une figure karyokinétique à deux chromosomes sur un fuseau. Ces chromosomes sont tellement rapprochés que nous n'avons pas pu nous rendre compte si à un moment donné il y avait une scission de ceux-ci ; de plus, le nombre de ces cellules montrant des noyaux en division est très limité. Il faut ajouter encore que les centrosomes sont très visibles dans ces divisions.

Après la division, chaque noyau-fils s'entoure d'une membrane formant ainsi un noyau indépendant ; une cloison apparaît et les quatre noyaux se séparent en cellules binucléées.

Parfois, ces deux noyaux se divisent sans que la bipartition soit suivie de cloisonnement de sorte que la cellule peut avoir quatre ou même un plus grand nombre de noyaux.

Asques. — A mesure que les cellules ascogènes gagnent en volume, leur noyau s'accroît aussi ; il possède à ce moment un nucléole très colorable et une membrane assez distincte. Des filaments chromatiques n'ont pas été observés.

Dans le jeune asque le noyau occupe ordinairement la base et il est entouré d'un protoplasme très dense. A mesure que la cellule basilaire commence à se différencier le noyau progresse vers le centre.

Lorsque le noyau atteint une certaine maturité, il entre en division. Les mitoses étant très peu abondantes il ne nous a pas été possible de suivre d'une manière précise les différents stades ; toutefois, quelques figures obtenues nous autorise à constater leur existence.

Sans avoir observé les phases qui précèdent la formation du fuseau, nous avons vu l'apparition de celui-ci, au centre duquel la chromatine se condense en une masse plus ou moins distincte qui laisse toutefois apercevoir qu'elle est constituée de deux gros chromosomes ; en même temps

nous n'avons pu constater avec certitude la présence des centrosomes qui doivent certainement exister.

De plus, le fuseau lui-même est assez rudimentaire et souvent difficile à apercevoir.

L'axe du fuseau est généralement transversal, néanmoins, selon la position de deux noyaux-fils, il peut avoir parfois un sens oblique. Quoi qu'il en soit, à la fin de l'anaphase, les chromosomes doivent se grouper à chaque pôle, où ils constituent les noyaux; ceux-ci, entrent bientôt en division : dans la seconde mitose qui est beaucoup plus nette que la première on distingue assez bien les deux masses des chromosomes au centre du fuseau. En ces cas, comme dans le précédent, la direction des fuseaux peut varier ; ils peuvent être transversaux ou même obliques en sens opposés.

Enfin, dans la troisième mitose observée très rarement, (nous avons trouvé deux cas seulement !) les fuseaux paraissent être entourés d'une zone claire : probablement, à ce stade le cytoplasme de l'asque, très dense autour des noyaux, constitue une sorte de contour (voir pl. II, B).

Bref, à la fin de ces divisions, il se forme dans l'asque huit petits noyaux qui augmentent progressivement de volume ; en même temps le cytoplasme se concentre autour d'eux pour constituer les spores ; celles-ci gagnent peu à peu de volume et cela aux dépens du protoplasme de l'asque (fig. 16).

Spores. — La spore arrondie, mesure environ 5 μ de diamètre ; elle est incolore à membrane épaisse et transparente. Le noyau situé au centre ou à la périphérie est entouré d'un cytoplasme dense creusé de petites vacuoles qui montrent souvent dans leur sein des précipitations métachromatiques.

Il arrive que ces spores germent dans l'asque en émettant tout d'abord un petit bourgeonnement, s'allongeant ensuite en un petit tube qui reçoit à son tour un noyau de la spore-mère. En effet, la spore en repos ne contient qu'un seul noyau, lequel se divise en deux noyaux-fils dans la spore germinente : un de ces deux noyaux passe donc dans le bourgeon pour

constituer une nouvelle spore. Quant à la manière dont s'effectue cette division, elle se fait par mitose, tel que la figure 5, planche II B le montre : un fuseau qui laisse assez nettement discerner deux petits chromosomes.

ACTION SUR L'HÔTE.

Actions morphologiques.

Dans cette espèce comme dans beaucoup d'autres, l'action parasitaire conduit à un développement de cellules épidermiques ainsi que de celles du mésophylle.

Ce cloisonnement peut intéresser dans la plupart des cas, même la partie inférieure de la palissade de telle sorte qu'à la suite de ce phénomène, il se forme un tissu homogène où toute trace de tissu lacuneux a complètement disparu (fig. 17).

De plus, l'effort de la plante consiste à agrandir les cellules du parenchyme lacuneux et l'hypertrophie qui s'y produit conduit à l'effacement des méats intercellulaires. Enfin, les cellules qui entourent les faisceaux libéro-ligneux augmentent elles aussi de volume, tandis que, ceux-ci étant soustraits à l'action du parasite, gardent leur physiologie normale.

Notons que le phénomène du cloisonnement s'effectue généralement dans un sens horizontal, parallèle à l'épiderme ; toutefois il peut dans bien des cas se produire verticalement.

MODIFICATIONS HISTOLOGIQUES

La région cloquée de la feuille peut continuer quelque temps le cours de son évolution sans paraître trop souffrir ; il s'y produit, cependant, des modifications assez sensibles. En effet, lorsqu'on examine une coupe transversale dans une région indemne et une autre semblable dans une région

parasitée, on constate une grande différence entre la structure de leurs éléments cellulaires.

On assiste d'abord à une modification des chloroplastes en ce sens que ceux-ci sans suivre l'accroissement de la cellule soit par l'augmentation de leur volume, soit par leur multiplication, entrent au contraire en voie de régression en se réduisant en graines d'amidon.

Les phases successives de cette transformation peuvent être observées très bien sur la même préparation : les chloroplastes colorés en noir par l'hématoxyline dans les cellules indemnes, perdent leur substratum chromatique dans les tissus affectés, c'est-à-dire là où le parasite fait ressentir son action nuisible. Ces plastes montrent un ou deux granules amylicés, incolores et que l'on peut colorer en bleu par la solution iodée. Ces granules gagnent en volume, de sorte que tout le plaste est transformé en amyloplaste qui se dissocie finalement en grains d'amidon. Les grains d'amidon montrent la tendance de se grouper autour du noyau en le masquant plus ou moins ; parfois, l'amidon est amassé en si grande quantité que le noyau reste invisible (fig. 17).

Quant au système vacuolaire il devient de plus en plus manifeste surtout dans l'assise du mésophylle directement affecté, sous forme d'une seule vacuole centrale unique.

Son contenu est précipité soit en endochromidies de diverses formes et dimensions, soit en une masse homogène qui laisse voir le noyau par transparence.

La figure 17 montre des cellules où le chromidium est fortement coloré en noir par l'hématoxyline après fixation au Laguesse tandis que dans les cellules plus profondes, le contenu vacuolaire précipité ou non, présente une teinte jaune plus ou moins claire et non colorable par l'hématoxyline. En somme, il faut noter que les vacuoles dans ce cas sont moins abondantes que dans d'autres espèces.

Le noyau semble poursuivre l'accroissement de la cellule en s'hypertrophiant, en même temps il se montre beaucoup

plus riche en chromatine. Pendant le cloisonnement cellulaire, ce noyau se divise par karyokinèse. La figure 17 montre



Fig. 17. — 1 et 2, aspects des cellules mésophylliennes et palissadiques saines. 3. Cellules parasitées dans lesquelles on voit à la fois : des grains d'amidon simples ou composés, les premiers se trouvent ordinairement autour du noyau ; noyaux en division, cellules à deux noyaux. Cellules riches en endochromides *end.* et transformation des cytosomes sphériques en courts bâtonnets et vésicules peu chromatiques.

encore quelques cellules à noyaux en mitoses et d'autres cellules à deux noyaux :

Enfin, dans ces cellules le cytoplasme est disposé généralement en trabécules qui portent les cytosomes. Ceux-ci, toujours sphériques dans la cellule saine montrent dans la région parasitée une altération nette ; ils s'allongent en prenant la forme de bâtonnets. Ces bâtonnets sont mélangés à d'autres qui présentent la forme de petites vésicules sphériques, grossissant fréquemment. De temps à autre, ces éléments, se trouvent groupés ou assemblés au centre de la cellule dans un reste de cytoplasme contracté.

Exoascus Pruni Fuckel

Les observations intéressant le développement de ce champignon parasite, ont été faites sur des échantillons récoltés dans le Lot-et-Garonne, sur le prunier (*Prunus domestica* L.) au mois de mai 1926.

Ce parasite attaque les fruits produisant la maladie connue sous le nom de maladie des pochettes ou la lèpre du Prunier, Plum Pockets, Narren oder Taschen, etc...

CARACTÈRES EXTÉRIEURS DE LA MALADIE.

Ce champignon attaque le jeune ovaire produisant l'hypertrophie de celui-ci de telle façon que le fruit se transforme en une sorte de sac creux plus ou moins allongé, à l'intérieur duquel le noyau se trouve avorté.

Ces pochettes se distinguent des fruits sains, d'abord, par leur forme tantôt aplatie, droite, tantôt fusiforme et courbée, ensuite par leur couleur pâle jaunâtre, quelques fois rougeâtre et par leur peau lisse et luisante. Dans des stades plus avancés la surface devenue irrégulière se couvre d'une couche mate, blanche jaunâtre ; ce moment correspond à celui de la fructification du parasite.

Finalement, les fruits prennent une couleur brune, ils moisissent et tombent.

MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE DU THALLE.

De Bary a montré que toutes ces déformations sont dues à la présence du parasite en question, dans les tissus du jeune fruit.

En effet, le thalle du champignon se montre formé de filaments mycéliens qui cheminent entre les cellules de l'hôte ; ces filaments sont plus ou moins ramifiés et leur diamètre varie selon l'âge ; à leur début ils montrent un faible diamètre qui s'accroît au fur et à mesure que le parasite évolue.

Les filaments mycéliens sont cloisonnés en articles plus ou moins allongés ; ces cloisons sont plus épaisses que la membrane propre du champignon qui se colore par la roseazurine et le Bleu Coton. Il est facile de suivre la marche du parasite dans les tissus hospitaliers ; on constate tout de suite la tendance très accusée du mycélium de se localiser sous la cuticule.

En effet, celui-ci rampe progressivement vers la partie superficielle, pénètre entre les cellules épidermiques et s'installe entre celles-ci et la cuticule.

Lorsqu'on examine une coupe faite à la surface on voit que les filaments mycéliens cherchant à se nourrir, explorent de grandes surfaces en donnant des ramifications lâches.

Dans une même coupe on distingue des filaments jeunes, cylindriques, à cloisons rares ; plus tard, ces articles allongés se cloisonnent à leur tour donnant des articles courts et renflés. En somme, les filaments sous-cuticulaires sont formés de cellules relativement courtes, pourvues le plus souvent de deux noyaux nucléolés, tandis que les cellules qui composent les filaments du thalle végétatif à l'intérieur du tissu, sont généralement allongées.

Au fur et à mesure que le diamètre du filament augmente,

on constate aussi un épaississement de la membrane ; en même temps les cellules mycéliennes montrent une accumulation de matières de réserve emmagasinées au profit de l'appareil fructifère, de l'asque.

Les asques cylindriques atteignent lorsqu'ils deviennent mûrs $40-55 \mu \times 8-15 \mu$. Ils montrent à leur base une cellule presque vide, la cellule basilaire qui se différencie dans un stade jeune de l'asque.

Quant à la structure histologique de ces éléments, ils montrent tout d'abord une membrane assez épaisse, colorable

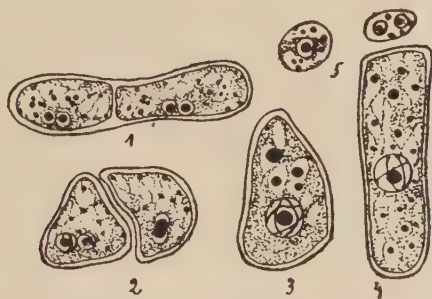


Fig. 18. — 1. Cellule du mycélium végétatif montrant des cytosomes et chromidies. 2. Cellules ascogènes avant et après la fusion ; les cytosomes très beaux sont disposés sur les réseaux cytoplasmiques. 3. Cellule ascogène avec un gros noyau et des chromidies. 4. Le vacuome dans l'asque et 5, dans les spores.

par le roseazurine. Les cellules mycéliennes renferment un protoplasme dense, contenant de nombreux cytosomes sphériques, assez gros et très chromatiques ; ceux-ci, sont situés ordinairement sur les parois et au centre des cellules et dans les mailles du réseau cytoplasmique du jeune asque. Le cytoplasme de l'asque est creusé de vacuoles qui montrent des précipitations métachromatiques fortement colorables par l'hématoxyline et beaucoup plus nombreux que dans les cellules mycéliennes (fig. 18).

CYTOLOGIE DU CHAMPIGNON.

Les phénomènes cytologiques concernant la formation des spores chez cette espèce ont été bien étudiés par Ikéno d'abord et ensuite par Juel. Bien que ces savants ont obtenu des résultats intéressants sur ce point, néanmoins des détails plus précis s'imposent. Or, nos observations ont mis au point cette question et ajouté des faits qui présentent une certaine importance.

Mycélium. — Les cellules mycéliennes sont presque toujours binucléées : les deux noyaux placés côte à côte occupent le centre de la cellule. Ils montrent une membrane nucléaire distincte, un gros nucléole et un réticulum chromatique évident.

Au cours de l'évolution du mycélium ces deux noyaux se divisent et la division se fait par karyokinèse.

Les noyaux entrent en mitose, en général, simultanément ; toutefois, il arrive, très rarement, des cas, que l'un de deux noyaux ne se trouve pas en même temps que l'autre en division et ce retard dure jusqu'à l'anaphase du noyau en division : parfois on trouve des cellules à un noyau en repos tandis que le second montre un fuseau net avec un centrosome à chacune des extrémités.

A la plaque équatoriale on distingue deux chromosomes d'abord qui se dédoublent ensuite, se séparent en se dirigeant vers les pôles de sorte qu'au voisinage de chaque centrosome se constitue un noyau à deux chromosomes (voir fig. 1, 2, pl. II A).

Le second noyau en retard se divise à son tour de la même façon. Bientôt une cloison se forme pour séparer des cellules binucléées. Les deux noyaux ainsi formés peuvent se diviser à nouveau pour fournir des noyaux à d'autres cellules mycéliennes.

Asques. — Les cellules-mères des asques naissent par le procédé ordinaire, par la fusion de deux noyaux.

Les deux noyaux se rapprochent, leur réticulum chromatique vient au contact, la membrane disparaît entre les deux noyaux et les filaments chromatiques ainsi que les nucléoles s'unissent.

Il est à noter que la fusion commence par les cavités nucléaires et les filaments chromatiques pour se terminer par les nucléoles. Le noyau de fécondation qui résulte de cette fusion présente une taille environ deux fois plus grande que celle de chacun des noyaux primaires. En même temps, il réorganise son réticulum chromatique assez épais qui se colore fortement par l'hématoxyline. Ce noyau sphérique occupe le centre de l'asque ; son nucléole assez gros se montre souvent vacuolaire.

Ikéno, dans les observations relatives à la division du noyau sexuel dans cette espèce, trouve une fragmentation de la matière chromatique du noyau en un nombre considérable de granules qui représentent les chromosomes ; Juel, de même, d'après les figures qu'il présente, considère le nombre de chromosomes comme assez élevé. En effet, à la métaphase il donne l'image d'un fuseau sur lequel l'auteur figure un certain nombre de granules chromatiques. Il est très probable que ces granules se groupent plus tard pour former de véritables chromosomes. Il se forme alors deux masses de chromosomes très colorées, à la plaque équatoriale d'un fuseau achromatique, très net, muni à ses deux extrémités de centrosomes.

Nous n'avons pas vu le stade précédent à plusieurs granules chromatiques sur le fuseau, malgré de multiples observations.

Les deux chromosomes sont situés à droite et à gauche de l'asque. Il est intéressant de noter que le nucléole, expulsé, dès la prophase dans le cytoplasme de l'asque, persiste jusqu'à l'anaphase et il se trouve placé à une faible distance

de côté. Enfin, à l'anaphase, les chromosomes se portent chacun vers un pôle, pour réorganiser les noyaux-fils qui vont se diviser à leur tour. Les mitoses suivantes s'effectuent de la même manière ; les chromosomes y sont plus petits que ceux de la première mitose. Pendant toutes ces divisions la membrane nucléaire disparaît et nous ne l'avons pas vue, comme Juel, entourer le fuseau déjà formé (voir pl. II, A).

A la suite de ces divisions successives il se forme huit noyaux : ceux-ci se munissent chacun d'un nucléole. Ils sont d'abord très petits, mais ils augmentent rapidement de volume en passant à l'état de repos.

Aussitôt qu'ils ont organisé leur structure normale, le protoplasme de l'asque se différencie autour d'eux pour constituer les spores, dont chacune reçoit un noyau.

Spores. — La spore mûre à 4-5 μ de diamètre renferme autour du noyau un cytoplasme dense qui est creusé de petites vacuoles vers la périphérie. Les vacuoles contiennent en précipitations des corpuscules métachromatiques. Le noyau situé ordinairement au centre se divise pour former deux noyaux dont l'un passe dans la nouvelle spore qui se forme par bourgeonnement.

Les nouvelles spores diffèrent des spores-mères qui sont arrondies, par leur taille plus petite et par la forme allongée. A la suite de ce bourgeonnement l'asque apparaît rempli d'une quantité considérable de spores.

La division du noyau de la spore se fait comme dans d'autres espèces, par mitose. Nous avons souvent rencontré le noyau en métaphase montrant un fuseau assez net avec un centrosome à ses extrémités ; le centre de celui-ci étant occupé d'une masse de chromosomes qui ne laisse voir aucun détail.

ACTION SUR L'HÔTE.

Nous avons déjà dit, au début de cette note, que les déformations des fruits sont dues au parasite localisé dans le tissu

de l'ovaire : en effet, le tissu mésocarpique du fruit atteint est transformé en un organe spongieux qui montre de grandes cellules arrondies, gorgées d'un suc cellulaire qui contient en solution diverses substances (tannin, acides, etc.).

Le suc cellulaire se trouve dans des vacuoles qui occupent presque toute la cavité cellulaire ; celles-ci sont délimitées par une couche cytoplasmique riche en cytosomes ; la plupart de ceux-ci ont conservé leur forme sphérique, d'autres se sont transformés en bâtonnets.

Quant au noyau il est entièrement caché par la vacuole, parfois on l'aperçoit par transparence ou bien il peut être poussé à la périphérie par cette vacuole.

A côté de ces cellules se trouvent d'autres cellules presque dépourvues de contenu cytoplasmique avec quelques cytosomes en bâtonnets plus ou moins allongés : ces éléments se trouvent souvent amassés au centre de la cellule dans une faible masse cytoplasmique contractée. Dans bien des cas les cytosomes sphériques se trouvent réunis plusieurs côte à côte formant ainsi une chaînette ; enfin, beaucoup d'entre eux se transforment en vésicules très grosses où la substance chromatique est réduite à un mince anneau.

Bref, dans ces cellules le noyau présente une hypertrophie très accentuée et en même temps il devient très riche en chromatine de sorte que le nombre des nucléoles se trouve augmenté jusqu'à cinq ou six par noyau tandis que le nucléoplasme est très granuleux (fig. 19).

Enfin, en ce qui concerne les faisceaux vasculaires, ceux-ci ne semblent pas avoir changé de physionomie. On constate seulement du premier coup d'œil, une très grande abondance de vacuoles dans les cellules de l'endoderme où les endochromidies colorées en noir sont précipitées sous divers aspects (arrondies, en rosette), alors que les cellules libériennes renferment un chromidium jaune qui remplit une grosse vacuole.

Le vacuome a été bien mis en évidence vitalement par l'emploi du rouge neutre et du bleu de crésyl. Ajoutons que

même dans des coupes montées directement dans l'eau, beaucoup de cellules possèdent des vacuoles remplies d'une solution vivement colorée en rouge, coloration due à l'accumulation d'anthocyane dans les éléments superficiels du mésocarpe et même de l'épiderme.

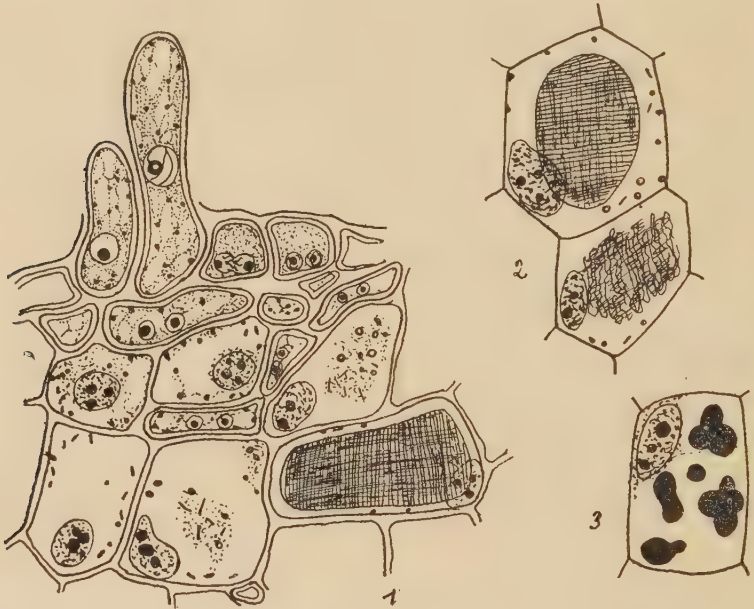


Fig. 19. — 1. Une coupe transversale dans une pochette montre les filaments mycéliens rampant entre les cellules épidermiques. Dans les cellules ascogènes on voit une fusion de deux noyaux, les cellules montrent de très beaux cytosomes. Dans les cellules de l'hôte le cytome montre des modifications sensibles. 2. Cellules hypertrophiées dont le centre est rempli d'une vacuole. Noyaux riches en nucléoles. 3. Cellule de l'endoderme où les endochromidies sont fortement colorées en noir.

Quant aux éléments du plastidome on constate que les chloroplastes et avec eux l'amidon disparaissent sous l'action du parasite. En somme, le parasite ayant utilisé progressivement pour sa nourriture tous les éléments cellulaires, il arrive un moment où les cellules vaincues par celui-ci, cèdent ; elles meurent alors, ce qui amène finalement la destruction du tissu suivie de la moisissure du fruit.

Taphrina aurea (Pers.) Fries.

Ce champignon très connu sur les feuilles du peuplier (*Populus nigra*, *pyramidalis* et *monilifera*) produit des cloques très visibles à la surface supérieure de la feuille, caractérisées par la coloration d'un beau jaune d'or sur la face inférieure. Cette espèce a été récoltée dans une forêt à Presle, à la fin de mai 1925 sur les feuilles du *Populus nigra* L.

Des échantillons de différents âges nous ont permis l'étude de la formation des asques et celle de leur maturation.

ETUDE MORPHOLOGIQUE DU MYCÉLIUM.

Pour se rendre bien compte de l'aspect général du mycélium et de son mode de progression, nous avons examiné des coupes pratiquées dans divers sens. En effet, lorsqu'on examine des coupes transversales ou tangentielles dans la région cloquée de la feuille, on peut facilement se rendre compte, de la localisation sous-cuticulaire du mycélium.

Le champignon est formé de filaments cloisonnés : les cloisons séparent des articles ; certains articles sont larges alors que d'autres plus jeunes sont allongés. En général, les filaments mycéliens présentent un faible diamètre au début : à mesure qu'ils progressent ils se ramifient de façon à prendre possession d'une grande surface d'action, constituant ainsi un réseau dont les mailles laissent voir les cellules épidermiques (fig. 20).

Dans un stade plus avancé les cellules mycéliennes deviennent courtes et larges à contour irrégulier ; de temps à autre on rencontre des ramifications courtes et très dilatées. A la fin elles sont transformées en éléments à peu près arrondis.

Les cellules mycéliennes envoient des prolongements

entre les cellules épidermiques pour mieux assurer, probablement, leur nutrition. Ces éléments qui ont acquis un volume considérable ne tarderont pas à devenir des organes reproducteurs. En effet, on voit à un moment donné que beaucoup de ces cellules soulèvent et percent la cuticule, se développant en une papille qui représente le jeune asque.

ETUDE HISTOLOGIQUE DU MYCÉLIUM.

En examinant les cellules qui constituent le thalle du champignon, on constate qu'il y a une grande différence

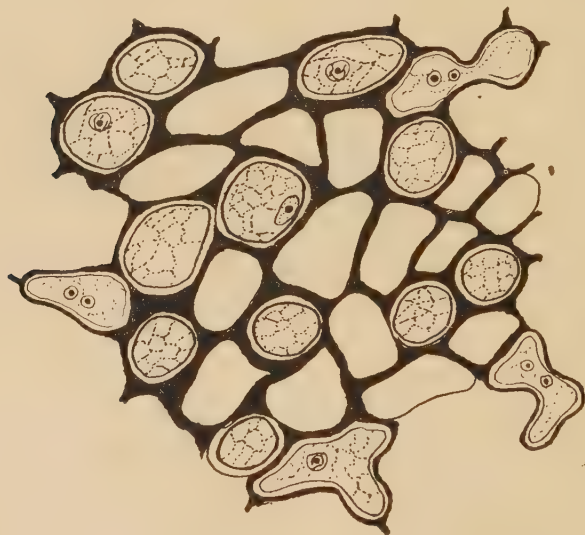


Fig. 20. — Mycélium vu de face : en blanc sont représentées les cellules épidermiques qui montrent leur membrane très épaisse et colorée en noir

entre la structure du cytoplasme de cellules jeunes et de celles plus âgées.

La figure 21 montre une cellule allongée renfermant un cytoplasme dense et parsemé de quelques granulations sphériques de même taille, les *cytosomes*. Ils sont bien colorables par l'hématoxyline ferrique.

Ces deux cellules renferment outre les cytosomes et quelques *endochromidies*, deux noyaux qui se composent chacun d'une vésicule hyaline, limitée par une membrane fine et renfermant un gros nucléole fortement coloré par l'hématoxyline et la safranine.

Plus tard, le cytoplasme de ces cellules change d'aspect ; il se dispose en un réseau et lorsqu'on fixe au Laguesse ou Flemming on voit que les mailles du réseau sont remplies de globules oléagineux, plus ou moins gros, brunis par l'acide osmique, ainsi que des granules métachromatiques, peu nombreux et qui se colorent très bien par l'hématoxyline, la



Fig. 21. — 1. Jeunes cellules mycéliennes avec de très beaux cytosomes. 2. Cellule ascogène avec cytosomes, endochromidies et globules oléagineux présentés en blanc.

safranine et la fuchsine. Dans des coupes faites à la main et montées directement dans l'eau on voit que ces cellules sont remplies d'un suc contenant des matières grasses et des pigments qui lui donnent une teinte orangé (c'est à ce pigment qu'on doit la coloration jaune de la face inférieure des cloques !). Ces pigments appartiennent probablement au groupe des lipochromes, solubles dans l'alcool et dans le xylol. Avec le bleu d'indophénol, en examen vital, les globules huileux prennent une couleur violacée d'abord et bleu foncé ensuite.

Sur les réseaux cytoplasmiques on distingue encore les cytosomes, caractérisés par leur régularité de forme et dimension.

Dans l'asque, les gouttelettes de graisses, le plus souvent se fusionnent pour constituer de gros globules graisseux assez nombreux pour remplir presque toute la cavité cellulaire (fig. 22).

Ces globules sont souvent entourés par quelques corpuscules métachromatiques contenues dans des vacuoles les unes plus petites, les autres plus grandes. Quant au noyau, ces cellules contiennent un seul noyau beaucoup plus gros, riche en substance chromatique et renfermant un nucléole souvent excentrique.

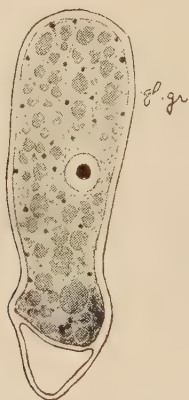


Fig. 22. — Asque renfermant dans les mailles de globules oléagineux (gr.) de diverses tailles et sur les réseaux cytoplasmiques, des cytosomes.

Les asques à leur maturité peuvent atteindre jusqu'au 50-85 μ de longueur et 16-20 μ de largeur. Généralement, à leur base, ils sont prolongés en coin entre les cellules épidermiques et présentent une cloison qui sépare une petite cellule basilaire, triangulaire, presque vide. Le reste de l'asque est formé d'un cytoplasme à larges mailles au milieu duquel se trouve le noyau que nous venons de décrire.

Souvent, les asques sont arrondis à leur base et dépourvus de cellule basilaire ; la présence ou l'absence de cette cellule n'est pas un caractère constant chez cette espèce.

Frank (1) fut le premier qui constata la présence de celle-ci.

Iohanson observa que la cellule basilaire qui manque le plus souvent, varie en ce qui concerne la forme et la dimension. Cohn considère cette espèce dépourvue de cette cellule (stielzelle), Sadebeck ne la considère pas comme un caractère stable, elle peut manquer dans certains cas. Nous avons étendu nos observations, à ce propos, sur un nombre très grand de préparations montrant des asques à tous les stades.

En effet, nous avons constaté que dans la plupart des asques, cette cellule est séparée de l'asque par une membrane qui apparaît avant la division nucléaire ; parfois ceci n'a lieu qu'après la formation des spores.

Toutefois, dans ces cas, bien que la membrane ne soit pas visible il y a tout de même une différence entre le contenu cellulaire qui s'accumule à la partie supérieure tandis que sa base se montre pauvre en substance cellulaire. On ne trouve qu'un faible réseau cytoplasmique et quelques globules huileux. Enfin, on a trouvé quelquefois des asques remplis des ascospores sans qu'une cellule basilaire soit formée.

EVOLUTION NUCLÉAIRE DU CHAMPIGNON.

Cette espèce présente pour l'étude cytologique, des avantages assez bons, les noyaux sont de grande taille et se colorent très bien.

Pour obtenir des mitoses, nous avons constaté que c'était nécessaire d'utiliser du matériel fixé sur place alors que ceux fixés quelques heures après la récolte n'en montraient aucune.

Les fixations au picroformol nous ont donné les meilleurs résultats. Le Laguesse et le Flemming ayant noirci par l'acide

1. *Die Krankheiten der Pflanze*, 1881.

osmique les matières grasses ont rendu les préparations presque inutilisables.

Mycélium. — Les cellules qui constituent le mycélium sont à leur début binucléées. Les noyaux assez gros renferment un nucléole bien coloré et entouré d'une membrane distincte. Dans le suc nucléaire on distingue encore des filaments chromatiques.

Nous n'avons pas observé de cellules plurinucléées et les mitoses constatées n'ayant pas rendu une grande netteté, nous n'insisterons pas beaucoup sur ce point.

La figure 1, planche III, B montre une cellule allongée dont les noyaux représentent l'anaphase d'une mitose. On constate que le contour de la membrane est complètement disparu, les nucléoles très réduits sont rejetés de côté où ils disparaissent tandis que le centre du noyau est occupé par un fuseau ayant à chacune de ses extrémités une masse constituée des chromosomes tellement rapprochés qu'il est impossible de pouvoir les compter.

Probablement, après la reconstitution des noyaux-fils, une cloison apparaît immédiatement pour séparer les deux cellules binucléées. Juel croit avoir vu aussi dans ces cellules des aspects de mitose. La fusion de ces noyaux a été souvent rencontrée. Les deux noyaux qui occupent la base de la cellule se rapprochent peu à peu, leur membrane disparaît et l'on voit alors des filaments chromatiques se mélanger, ensuite les deux nucléoles voisins dans une masse commune de nucléoplasme à contour irrégulier. Durant la fécondation les membranes nucléaires disparaissent mais aussitôt après la fusion, il s'en forme une nouvelle autour du noyau sexuel (fig. 23). Les deux nucléoles se confondent en un seul, une membrane va se former. Ce noyau de fécondation beaucoup plus gros se montre très riche en substance chromatique. Il montre un gros nucléole excentrique et des segments chromatiques beaucoup plus épais que dans les noyaux primaires.

Ces cellules qui représentent les cellules ascogènes ne tarderont pas à percer la cuticule et à devenir asques.

Asques. — Le jeune asque s'allonge peu à peu : le protoplasme, disposé en trabécules, renferme, à son centre un noyau qui augmente de volume, alors que la grosseur du nucléole reste presque toujours la même. Ce noyau, au moment de son maximum de taille, présente une membrane nucléaire et un réticulum chromatique, tous les deux bien distincts.



Fig. 23. — Fusion nucléaire.

Juel, étudiant la formation des spores chez cette espèce, croit que le noyau se divise tout autrement que chez d'autres espèces. Il trouve dans l'asque quatre noyaux et même davantage qui proviennent amitotiquement de la fragmentation du noyau sexuel de l'asque. D'après lui, il n'y a que deux noyaux qui vont former les spores, les autres dégénèrent. Il a observé aussi des conidies formées par les spores à l'intérieur de l'asque.

Les recherches de Juel, à notre connaissance sont les seules qui aient été faites sur l'évolution nucléaire dans cette espèce.

Cependant, nos observations concernant les phénomènes nucléaires dans cette espèce ont conduit à des résultats plus précis et en même temps nous avons vérifié une partie rela-

tive aux données de Juel à ce propos : celles-ci peuvent être vraies en partie, mais nos résultats sont un peu différents.

La division du noyau sexuel de l'asque commence après une période plus ou moins longue de repos. A ce moment le noyau se trouve au milieu de l'asque. On constate à la prophase que les filaments chromatiques subissent une fragmentation en petits éléments qui se rendent à la périphérie. A ce moment le contour de la membrane devient flou et le nucléole rejeté de côté ne tardera pas à disparaître. Plus tard, à la métaphase les granules chromatiques vont se réunir pour constituer les chromosomes définitifs. En même temps il se forme un fuseau achromatique relié à chaque pôle par un centrosome arrondi nettement visible. Nous n'avons pas pu nous rendre compte de leur origine. Ils apparaissent en même temps que le fuseau. A la plaque équatoriale on compte deux gros chromosomes qui s'éloignent l'un de l'autre vers les pôles pour se rendre au voisinage du centrosome, en deux masses homogènes, reliées encore quelque temps par un axe achromatique. Souvent, ces deux masses sont accompagnées d'un petit corpuscule qui doit être probablement le centrosome, car sa présence est temporaire et il finit par disparaître. En ce qui concerne l'orientation de l'axe du fuseau elle est ordinairement transversale, toutefois il y a bien des cas où le fuseau occupe une position oblique, presque longitudinale (fig. 2, 3, 4, 5, pl. III B).

Les deux noyaux formés n'entrent pas aussitôt en division comme dans les espèces précédentes : ils réorganisent leurs éléments nucléaires montrant à l'état de repos un nucléole renfermé dans une masse de nucléoplasme entourée d'une membrane fine ; il y a des cas où ces noyaux se présentent comme des taches homogènes grandes, mal délimitées et peu chromatiques (fig. 24). Un peu plus tard ces noyaux présentent chacun un filament chromatique qui se segmente pour la seconde mitose, à la prophase, en granulations chromatiques qui vont se réunir à la métaphase, de la même façon

comme pour la première division pour constituer les chromosomes. A la mitose on voit encore deux chromosomes à la plaque équatoriale, mais deux fois plus petits que dans la première mitose ; dans cette seconde bipartition les fuseaux ne présentent pas toujours la même direction : souvent ils sont parallèles et transversaux (fig. 6, 7, 8, pl. III B). Les quatre noyaux ainsi formés, petits au début vont augmenter de volume peu à peu et réorganiseront tous leurs éléments. Plus tard, le protoplasme de l'asque se concentre autour d'eux pour constituer les spores (fig. 24).

A leur maturité les spores germent à l'intérieur de l'asque en émettant des bourgeons qui s'allongent beaucoup dans certains cas.

Ces nouvelles spores, qui diffèrent par leur forme fusiforme, des spores-mères arrondies, bourgeonnent à leur tour de sorte que l'asque se montre rempli des spores de diverses tailles. Cependant, les divisions nucléaires qui déterminent la formation de quatre spores ne sont pas toujours régulières ; le plus souvent la division se fait irrégulièrement ce qui constitue des différences de nombre entre les noyaux et les spores renfermées dans l'asque. En observant les asques à leur maturité on constate qu'il y en a très peu d'asques qui contiennent quatre spores rondes et que la plupart d'entre eux contiennent seulement deux spores arrondies alors que le reste de l'asque est rempli d'un nombre considérable de spores en fuseau, ovale. Quelques asques en présentent très peu ou même pas du tout.

Bien que l'on trouve généralement des asques à tous les âges, dans une seule préparation, ils sont loin de présenter les divers aspects de leurs noyaux et pour arriver à une interprétation assez convenable concernant les différents phénomènes qui se produisent pendant la formation des spores, nous avons examiné un très grand nombre de préparations.

En effet, il résulte de nos observations relatives à la for-

mation des spores chez *Taphrina aurea*, que le noyau sexuel de l'asque est sujet à des phénomènes assez curieux et que les divisions des noyaux peuvent être tantôt directes tantôt indirectes.

La mitose qui se présente dans la plupart des cas peut faire place à une bipartition directe que nous allons décrire tout à l'heure.

Prenons le premier cas où l'asque renferme deux ou quatre grosses spores arrondies, alors que le reste de l'asque est rempli d'un nombre considérable de spores en fuseau ou ovales.

On constate souvent que l'un des deux noyaux dérivés de la première mitose du noyau sexuel de l'asque, désorganise sa substance chromatique, la ressoude en granules de diverses tailles et nombre variable (fig. 11, pl. III, B).

Ces granules se dispersent ensuite après la disparition de la membrane, dans le cytoplasme de l'asque : quelques-uns se montrent vésiculeux tandis que d'autres plus gros deviennent vacuolaires en perdant progressivement leur chromatine. Ces petits noyaux entrent donc en dégénérescence ; ils finiront par être résorbés par le cytoplasme de l'asque. Parfois ils progressent vers le sommet de l'asque pour disparaître finalement (fig. 24).

Tous ces phénomènes se passent en même temps que le second noyau encore capable de se diviser entre en mitose. Les deux noyaux formés organisent leurs éléments pour devenir ensuite les noyaux de deux spores ; parfois, ils peuvent se diviser à nouveau de sorte qu'ils fourniront quatre noyaux à quatre spores.

Les spores bourgeonnent à leur maturité à l'intérieur de l'asque ; les nouvelles spores qui diffèrent par leur forme ovale, allongée des spores-mères, bourgeonnent à leur tour et l'asque se montre alors rempli des spores.

Il résulte donc d'après nos observations que dans cette espèce le noyau sexuel de l'asque n'est pas susceptible de

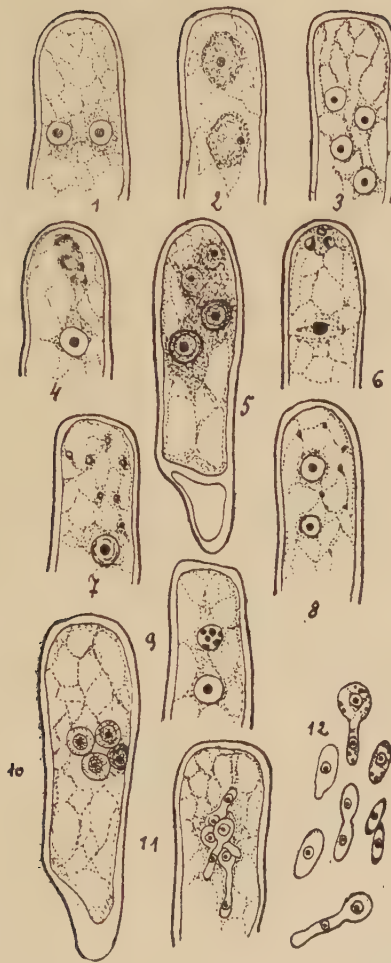


Fig. 24. — 1. Asque avec deux noyaux. 2. Deux noyaux réduits à deux taches chromatiques. 3. Asques avec quatre noyaux. 4. Un noyau au milieu d'un asque tandis qu'au sommet on voit quelques traces des noyaux dégénérés. 5. Asque renfermant deux spores et deux noyaux peu chromatiques. 6. Métaphase du second noyau provenu de la première mitose dans l'asque, tandis qu'au sommet on voit le premier noyau réduit en quelques corps vacuolaires. 7. Un gros noyau au centre de l'asque et plusieurs petits noyaux dégénérés. 8. Les noyaux dégénérés ont presque disparu, l'asque présente deux noyaux. 9. Un noyau en repos tandis que l'autre montre sa substance chromatique fragmentée. 10. Asque renfermant quatre spores. 11. Spores en bourgeonnement. 12. Spores.

former les huit noyaux des spores. En effet, malgré de multiples observations nous n'avons jamais rencontré des asques à huit grosses spores qui donneraient les petits par bourgeonnement.

Par contre, il y a des asques qui montrent dès le début huit ascospores petites et fusiformes tandis que dans d'autres asques nous avons parfois constaté la présence de huit petits noyaux ; ces noyaux montrent chacun un petit nucléole vacuolaire et une membrane plus ou moins nette (fig. 25). Il résulterait donc de ces observations que le noyau sexuel de l'asque pourrait fournir les huit noyaux des spores. Cependant, ces noyaux sont incapables de devenir les noyaux des huit grosses spores.

Ceux-ci, restent soit dispersés dans toute l'étendue de l'asque, soit localisés à la base ou au milieu de celui-ci. En ce cas, l'individualisation des spores autour de ces noyaux est progressive : ces spores en bourgeonnant et en se nourrissant aux dépens du protoplasme forment toutes les autres spores dont l'asque est bourré.

Quant au mode de formation de ces noyaux il est tout différent de celui que l'on trouve dans les autres cas. Il convient de rappeler seulement qu'il n'y a pas de mitose et que la division se fait amitotiquement. Le noyau subit une fragmentation de la substance chromatique en un nombre d'éléments qui émigrent dans le cytoplasme de l'asque après la disparition de la membrane (fig. 25).

Des phénomènes semblables ont été observés aussi chez *Taphrina Kusanoi* par Ikéno. Il a constaté une fragmentation directe du noyau sexuel de l'asque en un certain nombre de corpuscules chromatiques (Chromatinkörnchen) de diverses dimensions qui se dispersent dans le protoplasme de l'asque ; une partie de ceux-ci sert à la formation des noyaux des spores tandis que l'autre disparaît.

Spores. — L'asque de *Taphrina aurea* possède deux ou quatre spores arrondies qui mesurent à peu près 3-4 μ . Elles

contiennent un noyau sphérique situé au centre d'un protoplasme plus ou moins homogène. Le reste de l'asque renferme des spores, quelques-unes en voie de développement. Les spores secondaires diffèrent nettement des premières par leur forme ovale et allongée. Ces spores remplissent complètement l'asque ; il ne reste pas de protoplasme. Leur taille varie et elles sont plus ou moins allongées.

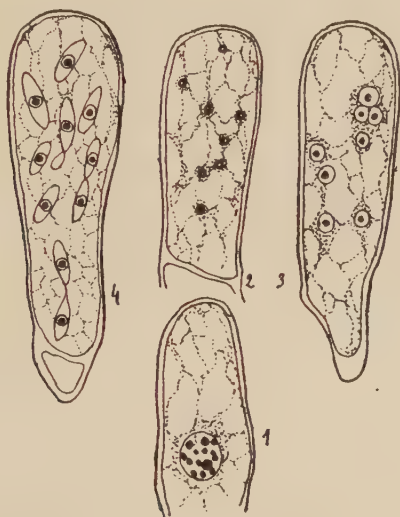


Fig. 25. — Fragmentation de la substance chromatique du noyau de l'asque.
2. Huit masses chromatiques qui vont devenir dans la figure 3, huit noyaux. 4. Asque renfermant un certain nombre des spores allongées.

Les noyaux des spores ont tous la même structure, ils se composent d'une vésicule hyaline limitée par une membrane bien nette qui renferme un nucléole fortement colorable par l'hématoxyline. Généralement ces noyaux sont entourés d'un protoplasme homogène tandis que les pôles renferment des corpuscules métachromatiques.

Les spores-mères peuvent en germant, donner naissance à un bourgeon qui s'allonge beaucoup en un tube qui reçoit un noyau de la spore-mère (fig. 24). Malgré nos efforts nous

n'avons pas pu nous rendre compte de la manière dont se fait la division du noyau de la spore. L'abondance de matières réductrices dans ces spores nous ont empêché probablement de voir cette division. Toutefois, eu égard de ce qui se passe dans d'autres espèces il y a des bonnes raisons à croire que cette division se fait par mitose.

ACTION DU PARASITE SUR LE TISSU DE L'HÔTE.

Modifications morphologiques.

En examinant une coupe transversale dans une feuille cloquée on est immédiatement frappé lorsqu'on compare la face inférieure à la face supérieure de celle-ci, de la différence qui existe entre elles.

En effet, la présence du parasite entre la cuticule et les cellules de l'épiderme inférieur stimule la division de ces cellules de sorte que des hypertrophies se produisent alors dans les tissus attaqués.

Les cellules épidermiques sont les premières qui répondent à l'action du parasite ; elles deviennent actives et se cloisonnent pour donner naissance à un nouveau tissu.

Généralement, le cloisonnement s'effectue suivant un plan parallèle à la cuticule. Une paroi divise la cellule interne. La cellule externe augmente de volume et on constate surtout une exagération du diamètre vertical de celle-ci. Elle se prolonge entre les cellules du mycélium.

La cellule interne se divise encore et ainsi de suite jusqu'à ce qu'il se forme un tissu à trois ou quatre assises de cellules qui donnent l'aspect d'un tissu palissadique.

Les cellules du mésophylle peuvent aussi se multiplier, elles deviennent un peu arrondies.

Outre la multiplication de ces cellules on assiste encore à leur accroissement, elles augmentent de volume et en même

temps leur membrane qui est primitivement assez épaisse, s'épaissit considérablement sous l'action parasitaire.

De plus, les méats se sont réduits par suite de cet épaississement et par suite de l'accroissement de la cellule.

En somme, par la formation du nouveau tissu et par l'épaississement exagéré de membranes cellulaires, la réaction opposée par l'hôte est assez forte, de sorte que les faisceaux libéro-ligneux aussi bien que les cellules palissadiques sont presque invisibles à l'égard de l'action parasitaire.

Modifications histologiques.

Noyau. — La présence du parasite n'empêche pas la cellule de continuer à vivre. En effet, les noyaux des cellules parasitées, malgré les déformations sensibles qu'ils subissent, sont cependant, vivants.

Lorsque le parasite a envahi son hôte, les cellules de celui-ci réagissent immédiatement, même à distance, pour lutter contre l'envahisseur entraînant ainsi une division et une hypertrophie des cellules comme nous venons de dire ; l'hypertrophie cellulaire est accompagnée de celle du noyau.

Les noyaux subissent des modifications dans leur forme et dans leur structure : ils augmentent de volume et accumulent une grande quantité de chromatine qui forme dans la cavité nucléaire un semis granuleux plus ou moins dense. Les nucléoles fortement colorés, deviennent très gros et assez nombreux (deux ou trois nucléoles par noyau !). Les nucléoles, entourés d'une zone claire, se présentent souvent sous forme de masses allongées.

Dans plusieurs cas nous avons rencontré des figures de stade assez curieux : les nucléoles semblent reliés entre eux par une sorte de filet plus ou moins épais.

Le noyau est situé soit au centre de la cellule et en ce cas il est suivi d'une traînée cytoplasmique qui le relie avec la membrane, soit à la périphérie.

Il est aussi intéressant de noter que pendant les cloisonnements des cellules, ces noyaux se divisent indirectement et nous avons rencontré quelques phases de mitoses qui d'ailleurs n'offrent rien de particulier pour qu'elles soient examinées ici en détail (fig. 26).

Vacuome. — Le vacuome dans les cellules normales de l'hôte est représenté par un chromidium qui précipite sous l'action des colorants vitaux (rouge neutre, bleu de crésyl) et aussi de plusieurs fixateurs, en endochromidies de différentes tailles et d'aspects très variés, ordinairement c'est la forme sphérique qui domine.

Dans les cellules épidermiques, parfois les vacuoles se fusionnent pour donner une grosse vacuole au centre de la cellule.

On constate que les cellules de l'épiderme supérieur sont beaucoup plus riches en vacuoles, que celles de l'épiderme inférieur : de même pour le tissu palissadique où on rencontre de temps à autre une vacuole unique qui occupe toute la cellule, alors que les plastes ainsi que le noyau sont poussés à la périphérie de celle-ci ; parfois on ne voit plus le noyau, il est caché par la substance jaune brunâtre qui remplit la vacuole.

Le contenu vacuolaire peut se montrer précipité ou non et dans ce dernier cas il conserve une belle teinte jaune-clair, souvent il précipite en endochromidies qui prennent une couleur noire avec l'hématoxyline ferrique (fig. 26).

La présence du champignon provoque la formation d'un grand nombre de vacuoles : les cellules épidermiques montrent généralement des vacuoles qui se présentent sous la forme d'un réseau dans lequel le contenu présente une couleur jaune-verdâtre plus ou moins foncé (fig. 27).

Les mailles de ce réseau délimitent une masse d'amidon qui s'accumule d'ordinaire au centre de la cellule. Cette masse se montre fortement colorée en bleu-noir par la solution iodée.

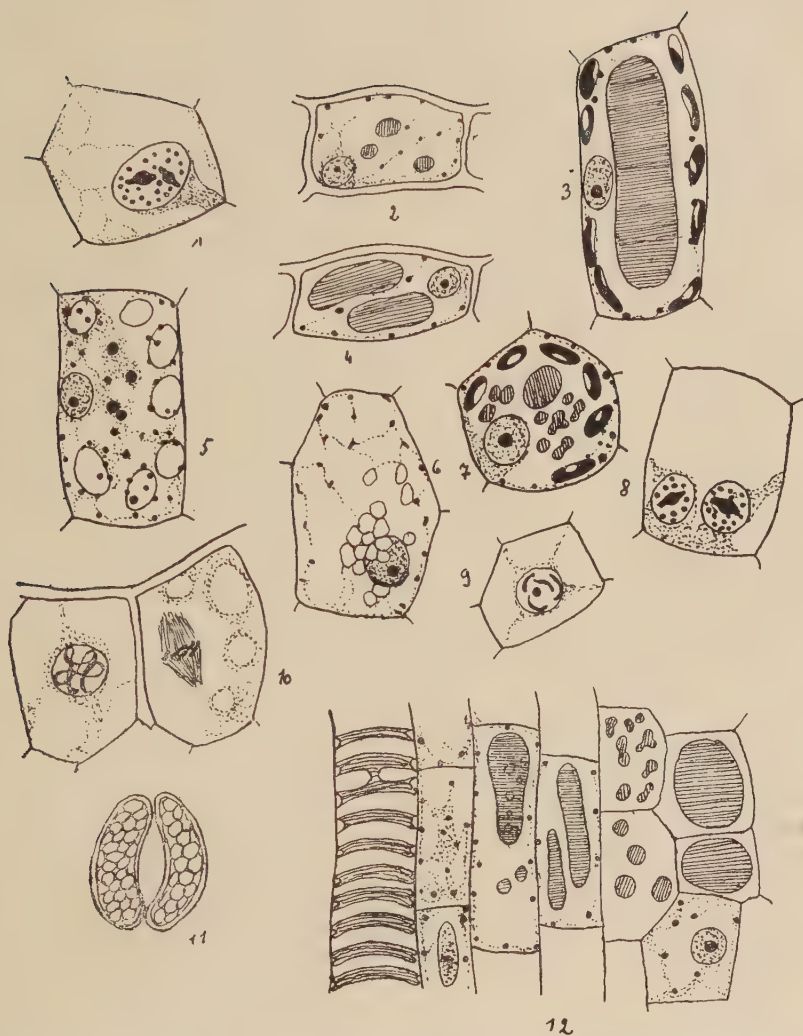


Fig. 26. — 1. Cellule où le noyau hypertrophié se lie avec la membrane cellulaire par une trainée cytoplasmique. Nucléoles fusiformes. 2. Cellule de l'épiderme supérieur et 4, cellule de l'épiderme inférieur montrant l'aspect de la structure normale : vacuole relativement réduite, cytosomes sphériques, noyau moyen. 3. Cellule palissadique non parasitée (feuille mature) où les chloroplastes montrent des grains d'amidon ; au centre une vacuole. 5. Cellule palissadique d'une feuille cloquée où on distingue une production des graisses dans le cytoplasme, au centre de la cellule et autour ou même au-dessus de plastes, mélangés aux cytosomes. 6. Nombreux grains d'amidon autour du noyau et des cytosomes transformés en bâtonnets. 7. Cellule du mésophylle montrant le début de la transformation de chloroplastes en amyloplastes. 8. Cellule avec deux noyaux. 9 et 10. Quelques aspects de la division nucléaire. 11. Cellules stomatiques riches en amidon. 12. Section longitudinale dans un faisceau montrant les cellules libériennes riches en cytosomes.

Au-dessus de cette assise, les cellules contiennent une grosse vacuole remplie de tannin ; il y a des cas où les vacuoles sont fragmentées ; le chromidium dans celles-ci est d'une teinte jaune très claire ; en somme, la différenciation de cette teinte se fait progressivement de sorte que nous pouvons bien voir toute la gamme des états vacuolaires sur une même préparation ; dans d'autres cellules le chromidium est précipité en un nombre considérable de petites sphérules qui se fusionnent souvent en une rosette.

Enfin, les cellules qui entourent les faisceaux libéro-ligneux sont très riches en vacuoles, elles renferment un chromidium qui précipite en endochromidies généralement très grosses (fig. 26).

Plastidome. — On assiste dans les cellules parasitées à la transformation progressive des chloroplastes des cellules-saines, en amyloplastés d'abord et ensuite en grains d'amidon.

Cette transformation est très visible sur la même préparation ; en effet, examinant une jeune feuille attaquée, on voit que les chloroplastes dans les cellules palissadiques sont entièrement colorés en noir par l'hématoxyline ferrique sans aucune trace d'amidon. Au fur et à mesure qu'on se rapproche de la région attaquée les plastes commencent à montrer dans leur sein des sphérules amy lacées qui restent incolores ; leur substance chromatique disparaît progressivement.

Dans les cellules du mésophylle où l'action du parasite se fait le plus ressentir et où l'on constate la disparition quasi-complète du substratum chromatique, les chloroplastes sont complètement transformés en amyloplastés ; un peu plus tard, ces éléments commencent à se dissocier en grains d'amidon de diverses dimensions.

Les grains d'amidon s'accumulent généralement en masses, au milieu de la cellule autour du noyau qui n'est plus visible. Parfois, ces masses amy lacées, se localisent sur un côté de la

cellule vers l'endroit où se trouve le noyau, alors que le reste est occupé d'une grosse vacuole.

L'accumulation de l'amidon se fait surtout dans les cellules épidermiques, voisines des cellules mycéliennes (fig. 27).



Fig. 27. — Aspect du tissu de la feuille cloquée au voisinage du champignon. Les chloroplastes sont complètement transformés en amylopiastes (amyl.) et ensuite en grains d'amidon qui s'accumulent dans les cellules épidermiques au voisinage du champignon. *gr.* graisses : agglomération des graisses en gros globules dans les cellules épidermiques et ensuite leur fragmentation en petits globules dans les cellules en contact avec le mycélium. *my.* Le chromidium souvent non précipité se montre sous divers aspects. Noyaux reliés à la membrane cellulaire par une trainée cytoplasmique.

Des observations analogues ont été portées sur des feuilles matures, également parasitées où les chloroplastes avaient déjà commencé la formation de l'amidon.

Dans ces cas l'action parasitaire ne fait qu'accélérer la production de l'amidon et son accumulation en quantité considérable, au voisinage du parasite.

Cytome. — Le cytoplasme de cellules normales de l'hôte renferme dans son sein des cytosomes sphériques disposés généralement autour de plastas dans le tissu chlorophyllien et sur les parois et les réseaux cytoplasmiques dans les cellules épidermiques.

L'action du parasite ne semble pas agir fortement sur la forme de ces éléments, car on les trouve très peu transformés en bâtonnets dans les endroits parasités.

Par contre, on constate qu'ils perdent beaucoup leur propriété de colorabilité, de sorte, que lorsqu'on les examine sur la même coupe on observe dans les zones indemnes leur stabilité de forme, leur quantité numérique ainsi que leur grande affinité pour l'hématoxyline tandis que, dans les régions voisines du parasite, ils semblent beaucoup plus rares et moins colorés. Dans ces cellules, on les trouve à la fois, sur les réseaux cytoplasmiques qui délimitent les vacuoles et dans la couche pariétale du protoplasme (fig. 26, 27, 28).

Graisses. — En dehors des éléments décrits on distingue encore dans le cytoplasme des petites granulations plus ou moins nombreuses et de diverses tailles, fixées et colorées électivement en brun foncé par l'acide osmique ; il s'agit là certainement des gouttelettes d'huile car une fixation du Regaud ne révèle aucune trace de ces composés. En même temps, un examen sur du matériel frais, montre ces corpuscules réfringents ou colorés d'un beau bleu foncé, par le mélange Nadi. En effet, dans les cellules saines, les globules d'huile, mélangés avec les cytosomes se trouvent généralement autour des plastas, parfois on les observe au-dessus de ceux-ci de telle sorte qu'ils donnent l'aspect de s'y trouver inclus.

Les cellules épidermiques sont dépourvues de ces globules ou on les trouve très rarement.

Dans la région infectée nous constatons que les globules huileux deviennent beaucoup plus nombreux et en même temps plusieurs globules viennent au contact et se fusionnent en globules plus gros dans les cellules voisines du parasite.

L'action du parasite, malgré que ce n'est pas une action de contact envers les cellules plus profondes, agit tout de même à distance, en provoquant la formation assez abondante des graisses. Celles-ci, s'agglomèrent dans les cellules épidermiques au contact du mycélium, en gros globules graisseux qui finissent par se résoudre en fines granulations pour passer ensuite du cytoplasme de ces cellules aux cellules mycéliennes dans l'asque et de là dans les spores.

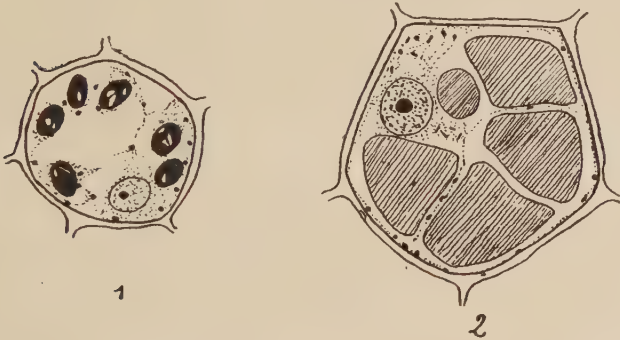


Fig. 28. — 1. Structure normale d'une cellule du mésophylle. 2. Cellule parasitée où l'on voit : une hypertrophie cellulaire, disparition de plastes, les cytosomes transformés en courts bâtonnets moins chromatiques, gros noyau et de grosses vacuoles qui remplissent la cavité cellulaire.

En somme, les cellules épidermiques qui se trouvent en contact direct avec les cellules du champignon jouent le rôle de véritables réservoirs, renfermant les substances nécessaires à la nutrition du parasite ; les graisses et l'amidon (fig. 27).

Les graisses se trouvent localisées à la périphérie de la cellule dans la couche du cytoplasme, tandis que l'amidon forme des masses au milieu de la cellule. Le reste de la cel-

lule est occupé par une vacuole en réseau le plus souvent, parfois elle est arrondie et cache le noyau hypertrophié.

Les cytosomes deviennent très rares, parfois ils ne sont pas du tout visibles.

Exoascus Crataegi (Fuck) Sadeb.

La maladie produite par ce champignon est reconnaissable aux taches verdâtres ou rougeâtres que l'on constate sur les feuilles des Aubépines (*Crataegus oxyacantha* L.). Il arrive cependant, qu'on puisse les confondre avec les taches dues aux piqûres d'insectes ; pourtant, dans ce cas comme dans celui de l'*Exoascus deformans*, l'aspect poussiéreux produit à un moment donné qui correspond aux fructifications du champignon, fait aisément distinguer la première de la seconde.

Cette espèce trouvée dans la vallée de Chevreuse est très facile à fixer par fixateurs ordinaires lesquels nous ont donné de bons résultats.

STRUCTURE DU CHAMPIGNON.

Le parasite se localise entre la cuticule et les cellules de l'épiderme supérieur. Le mycélium est constitué de filaments très ramifiés qui s'étendent beaucoup sur la surface de la feuille, constituant une couche, qui couvre l'épiderme sur une large étendue (fig. 29).

Ces filaments sont cloisonnés et les cloisons sont beaucoup plus épaisses que la membrane du champignon.

Nous avons réussi à colorer le mycélium par le bleu coton après action prolongée de l'acide lactique ainsi que par la benzoazurine, occasionnellement.

Les cellules qui composent le mycélium sont courtes et

possèdent chacune deux beaux noyaux dont la structure sera décrite tout à l'heure. Ces jeunes cellules, renferment un cytoplasme à petites vacuoles arrondies avec quelques endochromidies ; les cytosomes localisés surtout sur les parois cellulaires y sont très beaux et assez nombreux. Dans l'asque, le protoplasme condensé autour du noyau, s'étend jusqu'aux parois de celui-ci, sous forme de trabécules plus ou moins fines qui délimitent des vacuoles plus ou moins

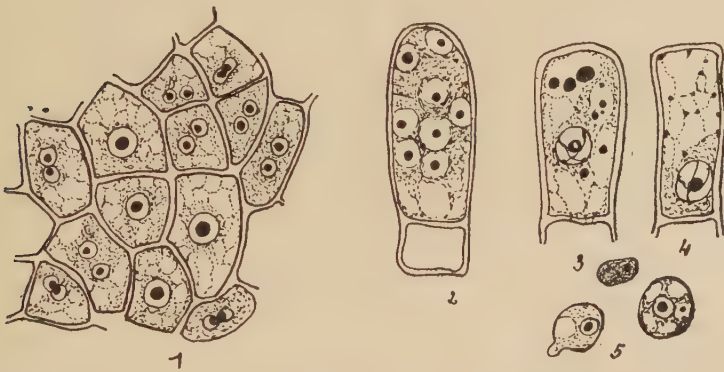


Fig. 29. — 1. Couche compacte formée par les cellules mycéliennes sous la cuticule ; on y voit des cellules à deux noyaux, des noyaux en fusion et des cellules à un gros noyau. 2. Asque montrant la formation de spores. 3. Le vacuome et 4 le cytome dans l'asque. 5. Spores.

grosses. Il est intéressant de signaler que dans ces vacuoles les endochromidies atteignent parfois une dimension considérable dont le volume dépasse de beaucoup celui du nucléole (fig. 29).

EVOLUTION NUCLÉAIRE.

Mycélium. — Nous venons de dire que les cellules mycéliennes sont binucléées. Les noyaux sont pourvus chacun d'un nucléole très coloré, au centre du nucléoplasme, qui contient quelques corps chromatiques. Le noyau possède encore une membrane nucléaire distincte.

Vues de face, beaucoup de ces cellules montrent leurs noyaux en division. Cette division se fait simultanément et elle est une division mitotique. Les mitoses sont à deux chromosomes d'abord : le fuseau et les centrosomes sont facilement visibles ; les chromosomes se divisent longitudinalement à la métaphase, constituant ainsi quatre chromosomes, en forme de petits bâtonnets ; ceux-ci sont parallèles entre eux deux par deux ; ils sont très distincts à l'anaphase où ils forment ensuite deux masses homogènes. Aussitôt que les deux noyaux se sont formés une cloison ne tardera pas à séparer les deux cellules binucléées. Bientôt une nouvelle division et un nouveau cloisonnement, produisent progressivement, l'augmentation du nombre des cellules mycéliennes (Voir fig. 1, 2, 3, pl. I B).

Asques. — Les asques naissent suivant le processus ordinaire ; les cellules binucléées ne tardent pas à fusionner leurs noyaux en un noyau sexuel. Ces noyaux se rapprochent jusqu'à arriver en contact, ils se soudent à ce point et la membrane qui les sépare se résorbe.

Après la fusion, le volume du noyau s'accroît considérablement, le nucléole en fait autant (fig. 29).

Cette cellule qui représente la cellule-mère de l'asque se développe en une papille qui perce la cuticule ; bientôt elle deviendra un asque cylindrique qui mesure à peu près $24-39 \mu \times 8 \mu$.

Peu à peu le contenu de l'asque tend se ramasser dans la partie supérieure laissant une cellule basilaire ; cependant, dans bien des cas cette différenciation n'a lieu qu'après la formation des spores.

Quant à la formation de ces spores, Sadebeck a indiqué la présence d'une karyokinèse mais il s'est contenté de signaler le fait sans avoir donné de détails.

L'asque adulte contient un noyau situé surtout vers sa base. Ce noyau présente alors de nombreux filaments chromatiques et un nucléole de taille moyenne.

Cette espèce présente sensiblement les mêmes phénomènes nucléaires que les précédentes.

Le noyau se divise par mitose ; en même temps que la membrane nucléaire et le nucléole disparaissent, un fuseau transversal s'organise entre deux centrosomes bien nets, tandis qu'au centre se groupent les deux chromosomes ; ceux-ci deux fois plus gros que dans les cellules végétatives, se séparent pour se rendre à l'anaphase au voisinage des chromosomes où ils réorganisent deux noyaux qui ne tarderont pas à se diviser de nouveau. Le fuseau transversal dans la première mitose, peut être oblique ou transversal lors de divisions suivantes et il porte toujours deux petits chromosomes si rapprochés parfois qu'on croirait qu'il n'y en a qu'un seul. Les huit noyaux ainsi formés, le cytoplasme de l'asque se concentre autour d'eux pour constituer les spores correspondantes (Voir fig. 4, 5, 6, 7, pl. I B).

Spores. — Les spores en nombre de huit par asque, sont à peu près sphériques. Elles présentent une dimension de 4, 5 μ . Les caractères histologiques sont les mêmes comme dans les autres espèces. Les spores germent par bourgeonnement dans l'asque de sorte qu'à un moment donné celui-ci est rempli de spores qui diffèrent des spores-mères par leur forme et leur taille plus petite.

Chaque spore reçoit un noyau de la spore-mère ; son noyau se divise sans que nous ayons pu suivre le processus de cette division. Toutefois, considérant les espèces précédentes nous avons des raisons de croire que celle-ci s'opère de la même façon.

ACTION SUR L'HÔTE.

Quant à l'action du parasite sur les tissus de l'hôte nous allons en résumer rapidement les faits saillants.

Bien que l'hypertrophie ne soit pas visible à l'œil elle n'en est pas moins évidente dans l'intérieur du tissu.

En effet, la réaction consiste simplement dans une hypertrophie, affectant spécialement les cellules épidermiques et un cloisonnement qui s'effectue seulement à la partie supérieure de la première palissade.

Les cellules se cloisonnent pour donner naissance à d'autres éléments. Pendant ces cloisonnements, les noyaux se divisent sans que nous ayons vu précisément la manière dont se fait cette division. Il nous semble bien cependant, selon quelques aspects, que celle-ci se fait mitotiquement. Dans les cellules épidermiques les noyaux sont presque toujours cachés par la grosse vacuole qui remplit toute la cavité cellulaire ; parfois il y en a deux ou trois dont le contenu d'un jaune-brunâtre, forme plutôt une masse homogène. Enfin, on rencontre souvent le cas où la cellule qu'elle soit épidermique ou parenchymateuse, renferme une vacuole à contenu central homogène tandis qu'autour d'elle il y a une quantité d'endochromidies de diverses tailles chez lesquelles la forme sphérique prédomine (fig. 30).

Des coupes faites à la main et montées directement dans l'eau montrent une grande abondance d'anthocyane qui s'accumule surtout dans les cellules épidermiques et qui apparaissent colorées d'un très beau rouge rosé.

Outre l'accumulation d'anthocyane dans ces éléments épidermiques, ceux-ci étant intéressés le plus directement par le parasite, s'épuisent de bonne heure ; leur cytoplasme très peu abondant ne forme qu'une faible couche pariétale qui finit elle-même par disparaître.

Dans certaines cellules où le noyau est rejeté sur le côté par la vacuole, le cytoplasme ne présente qu'un faible amas autour de celui-ci. Par contre, les cellules sous-jacentes conservent à peu près tous leurs éléments cytoplasmiques ; il y a, tout d'abord, une persistance marquée de la chlorophylle et de l'amidon, malgré l'effet du parasite.

Les chloroplastes conservent leur structure normale, ils n'augmentent ni leur volume ni leur nombre. Au contraire,

à la suite du cloisonnement des cellules palissadiques, le nombre des chloroplastes est diminué par cellule ; en même temps, on constate, que les plastes montrent une tendance évidente de se grouper au voisinage du noyau (fig. 30).

Cependant, leur forte colorabilité par l'hématoxyline dans les cellules saines, est beaucoup amoindri dans les cellules affectées. Il en est de même pour les autres inclusions cytoplasmiques ; les cytosomes. Ceux-ci, sphériques et très chromatiques dans les cellules normales, quoiqu'ils main-



Fig. 30. — 1. Cellule épidermique avec une grosse vacuole au centre, entourée de petites vacuoles. Noyau avec plusieurs nucléoles. 2. Cellule où les plastes se trouvent d'un côté, au voisinage du noyau ; les mitosomes très visibles. 3. Cellule riche en vacuoles, les cytosomes ne sont pas visibles.

tiennent généralement leur forme, se colorent ensuite très peu ; il y a même des cas où on les distingue à peine. Enfin, les membranes cellulaires se trouvent épaissies à côté de l'épiderme.

***Taphrina Alni-incanae* Kühn**

Nous avons récolté cette espèce pendant l'été de 1925 à Barèges sur les chatons femelles d'*Alnus glutinosa* L. ; les échantillons ont été fixés sur place dans divers fixateurs.

L'examen vital a été réalisé sur du matériel frais trouvé

au commencement de l'été de 1926 à Valangoujard, route d'Arronville. Ce champignon attaque les carpelles de l'Aulne produisant leur hypertrophie, qui conduit à la transformation de chacun de celui-ci, en une poche creuse, allongée, irrégulière, d'une couleur verte au début et ensuite rougeâtre à la surface de laquelle se produisent en couches compactes, les asques.

En même temps le parasite attaque aussi les écailles en produisant de grandes déformations.

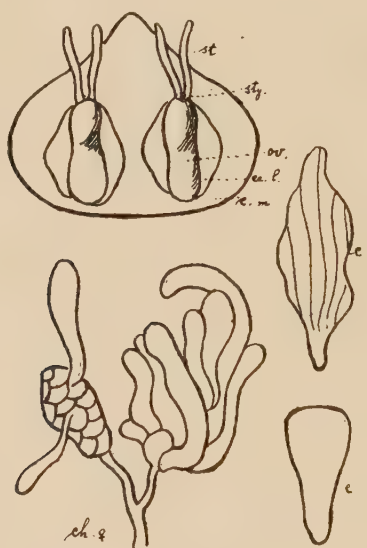


Fig. 31. — En haut, schéma d'une fleur normale d'Aulne, *st.* = stigmates, *sty.* = style, *ov.* = ovaire, *éc. l.* = écailles latérales, *éc. m.* = écaille médiane. En bas, un chaton ♀ atteint. *c* = carpelle et *e*. écailles hypertrophiées (grand. nat.).

Il y a certains auteurs qui croient seulement à l'hypertrophie des carpelles, d'autres au contraire constatent la déformation des écailles. Cependant, nos observations concordent avec celles de Guttenberg. En effet, nous avons constaté que la présence du parasite amène à la fois l'hypertrophie de ces deux éléments, de plus, nous pouvons ajou-

ter que l'écaille médiane devient par contre rudimentaire,

Quant aux autres éléments floraux, le style et le stigmate, ils se flétrissent pour disparaître complètement.

On sait que les chatons femelles sont constitués d'une large écaille (écaille médiane) qui porte à la face inférieure regardant l'axe du chaton deux fleurs (carpelles) composées chacune d'un ovaire surmonté d'un style court divisé en deux branches, les stigmates. Chaque carpelle est accompagné de deux écailles latérales (fig. 31).



Fig. 32. — Section transversale d'un carpelle hypertrophié : on y voit la cavité ovarienne et la paroi du carpelle présentant des plis.

Le mycélium hibernant dans les rameaux pénètre au moment de la floraison dans les fleurs qu'il rend stériles.

Nous avons déjà dit que les organes affectés présentent des hypertrophies ; en effet, un carpelle infecté montre un allongement exagéré, en même temps ses parois s'épaississent trois ou quatre fois au delà de l'état normal. La proportion est plus grande en longueur où les carpelles peuvent atteindre aussi de grandes surfaces.

Ces phénomènes s'expliquent par la multiplication des cellules de leur tissu, multiplication suivie d'un cloisonnement qui s'effectue dans plusieurs sens. Généralement, un cloisonnement parallèle, est suivi, sinon, accompagné d'un

cloisonnement parallèle à l'épiderme. A la suite de ce développement exagéré, le carpelle présente des plissements sur la surface de sorte que dans une coupe transversale on distingue au centre la cavité ovarienne vide délimitée par les parois épaissies qui montrent des renflements plus ou moins exagérés qui ne sont rien de moins que les plissements de la surface (fig. 32).

MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE DU THALLE.

C'est entre la cuticule et les cellules épidermiques que le thalle de ce champignon se localise de préférence.

Ce thalle est constitué de filaments qui se ramifient de bonne heure d'une façon plus ou moins régulière ; en même temps ces filaments sont eux-mêmes très irréguliers dans leur diamètre et la longueur de leurs articles.

Lorsqu'on examine une coupe transversale pratiquée dans un carpelle, qui est l'organe qui nous intéresse le plus, on constate que les cellules mycéliennes qui composent les filaments, montrent une tendance très accentuée à se loger dans les dépressions qui séparent les cellules épidermiques, de sorte que nous pouvons dire que le champignon se trouve en sa conformation sous la dépendance de cellules épidermiques. Vus de face, les filaments mycéliens forment une couche sous-cuticulaire quasi-continue qui fréquemment décolle la cuticule et l'on voit alors les cellules épidermiques qui apparaissent irrégulièrement comme une série de dents, dans une coupe transversale.

Il y a, en outre, un fait remarquable à constater qui a lieu d'ailleurs dans des cas extrêmement rares : il se produit une dislocation de cellules épidermiques de façon qu'un espace suffisant permet à un ou plusieurs filaments mycéliens de pénétrer au-dessous de cellules épidermiques de sorte que ce thalle deviendra accidentellement interne. Enfin, il se

présente de temps à autre, des cas, où deux plis de la surface se trouvent placés côte à côte, ils viennent au contact, presque au point, où les filaments mycéliens qui arrivent à être voisins, se touchent, pour former une masse de cellules mycéliennes.

Nous avons dit que les filaments sont cloisonnés ; les cloisons séparent des articles plus ou moins allongés. Nous avons réussi à colorer la membrane de ce champignon, après de nombreux essais, par le bleu coton et la benzoazurine.

Les cellules mycéliennes sont bourrées d'un protoplasme abondant finement granuleux, au centre duquel se trouve deux noyaux nucléés et une quantité considérable de très beaux cytosomes sphériques. Bien que le protoplasme délimite parfois de petites vacuoles, les corpuscules métachromatiques sont beaucoup moins nombreux que dans les cellules ascogènes et dans les asques.

Il est à noter que dans les cellules ascogènes ces corpuscules métachromatiques se groupent spécialement autour du noyau et présentent des tailles assez grosses (ils atteignent parfois la dimension du nucléole) tandis que dans l'asque ils sont dispersés partout et précipités dans des vacuoles plus ou moins grandes. Dans les asques les cytosomes sont disposés sur les parois et dans les mailles formées par le cytoplasme qui devient réticulé (fig. 33).

CYTOLOGIE DU CHAMPIGNON.

Cette espèce n'a pas été étudiée jusqu'ici au point de vue cytologique. Fisch étudia l'évolution nucléaire dans une espèce qu'il a nommée *Ascomyces endogenus* Fisch, récoltée sur les feuilles d'*Alnus glutinosa*. Cette espèce se rapproche par l'absence de la cellule basilaire de l'asque, de *Taphrina Alni incanae*.

Notons seulement que dans ses recherches, Fisch, bien qu'il ait signalé des phénomènes karyokinétiques, ne semble

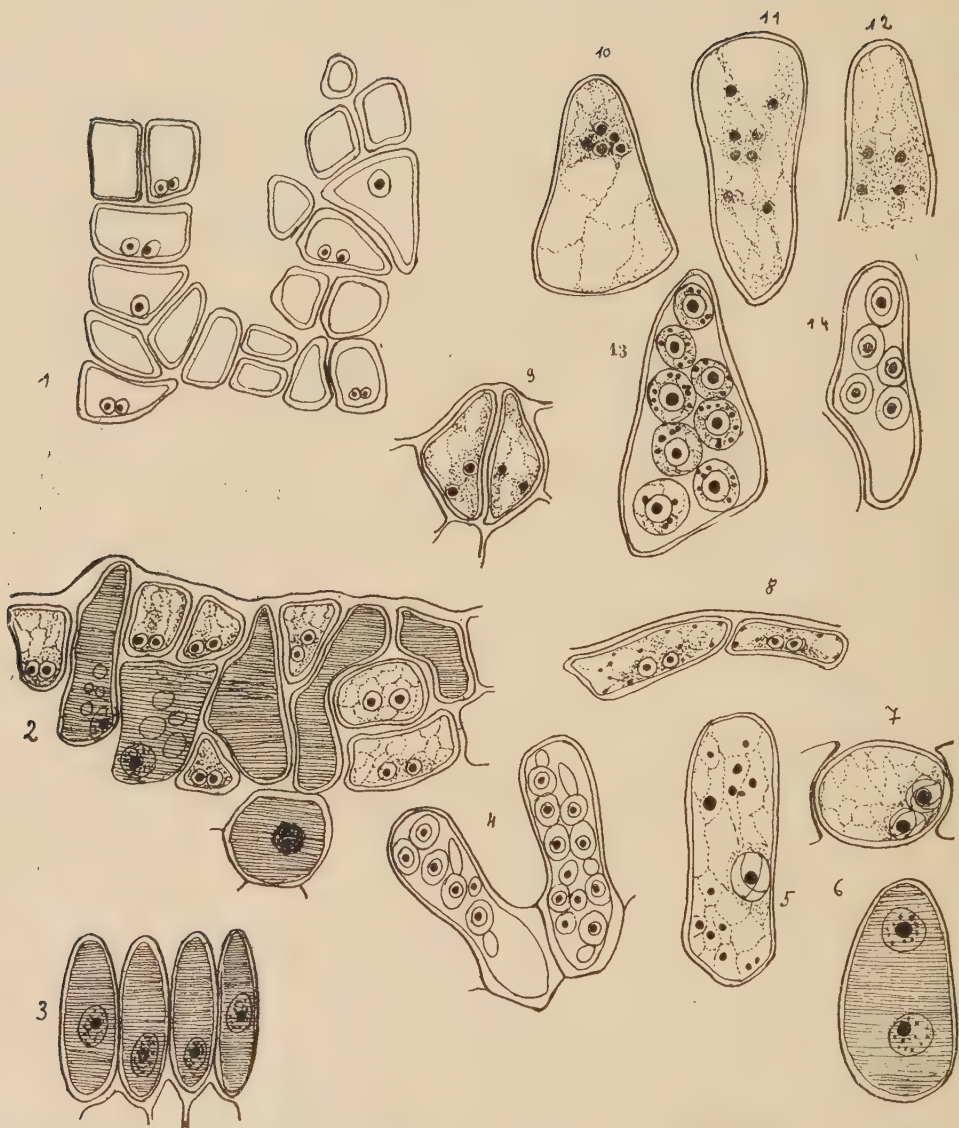


Fig. 33. — 1. Couche compacte de cellules mycéliennes à la surface de l'épiderme. 2. Section dans un carpelle montrant la disposition des cellules mycéliennes envers les cellules de l'hôte. Les filaments mycéliens peuvent devenir parfois internes ; les cellules épidermiques sont remplies d'une grosse vacuole qui cache le plus souvent le noyau. 3. Cellules épidermiques apparaissant comme une série de dents. 4. Asques renfermant des spores en bourgeonnement. 5. Le vacuole dans l'asque. 6. Cellules épidermiques dont une grosse vacuole laisse voir par transparence deux noyaux. 7. Cellule ascogène avant la fusion nucléaire. 8. Cellules mycéliennes avec de beaux cytosomes. 9. Cellules mycéliennes aussitôt après les divisions nucléaires : une paroi sépare les cellules avant que les noyaux réorganisent leurs éléments. 10. Asque avec cinq petits noyaux. 11 et 12. Asques aussitôt après les divisions nucléaires. 13. Structure des spores à l'intérieur de l'asque. 14. Asque renfermant cinq spores.

pas avoir donné aux figures qu'il expose, la précision désirable. Il donne de larges fuseaux à nombreux filaments qui rappellent ceux d'une mitose de Phanérogames sur lesquels les chromosomes très gros sont en nombre variable.

Il est très probable que ces résultats insuffisants reposent sur des observations faites sur du matériel mal fixé ou mal coloré.

Quant à nos observations, l'étude de cette espèce, nous a donné un des meilleurs résultats concernant les phénomènes nucléaires.

Mycélium. — Les cellules qui composent le mycélium sont normalement binucléées. Les noyaux très beaux sont placés côte à côte ; dans ceux-ci on distingue un très gros nucléole et quelques granulations chromatiques réunies par un filament très fin. La membrane nucléaire est nettement visible.

Ces deux noyaux se divisent simultanément pour procurer des noyaux à d'autres cellules mycéliennes.

De nombreuses et belles images de mitose, nous ont fourni des résultats très précis.

En effet, après une désorganisation de la substance chromatique et après la disparition du nucléole on voit apparaître deux beaux fuseaux très nets portant chacun un centrosome à ses extrémités et deux chromosomes au centre. Cette espèce comme l'*Exoascus deformans* et l'*Exoascus Insititiae*, nous a fourni les centrosomes les plus nets ! Les chromosomes se divisent chacun, à la métaphase, longitudinalement en deux chromosomes de sorte qu'on peut facilement compter quatre chromosomes à la plaque équatoriale. Ces chromosomes, qui se présentent sous forme de courts bâtonnets, s'étirent en s'éloignant deux par deux vers les pôles, se réunissent au voisinage du centrosome en deux masses uniformes, reliée encore par un faible axe achromatique. Après la formation de ces noyaux-fils, chaque groupe de deux noyaux est bientôt isolé à l'aide d'une cloison longitu-

dinale de sorte que nous n'avons jamais vu de cellules plurinucléées.

Les nouveaux éléments ainsi formés se divisent à leur tour, suivant la même manière (fig. 1, 2, 3, pl. II, C).

Asques. — Le noyau sexuel de l'asque qui procure les noyaux des spores, se forme par la fusion de deux noyaux renfermés dans la cellule binucléée. Les détails de cette fusion sont très intéressants à donner.

Les noyaux en question se rapprochent jusqu'à ce qu'ils deviennent voisins, leurs nucléoles deviennent excentriques de sorte qu'il y a d'abord un mélange de filaments chromatiques tandis que les nucléoles au bout d'un certain temps se réunissent aussi en un seul.

Le noyau secondaire ainsi formé possède donc quatre chromosomes (fig. 4, 5, 6, pl. II, C).

Peu à peu il s'accroît jusqu'à acquérir une taille considérable ; il possède alors un gros nucléole au milieu d'un nucléoplasme dense et un filament très chromatique et plus épais que celui des noyaux primaires.

En même temps la cellule s'allonge pour devenir asque. Dans leur minimum de développement les asques mesurent $40-45 \mu \times 10 \mu$. Ils sont dépourvus de cellule basilaire. Le noyau occupe généralement le milieu, parfois on le trouve à la base de l'asque.

Il est très intéressant à noter que dans cette espèce comme dans l'*Exoascus deformans*, nous avons souvent remarqué la présence d'un corps sphérique, placé au pôle supérieur du noyau et parfois même deux corps occupant les deux pôles du noyau. Il est probable que le premier corps se divise à un moment donné en deux, car, dans bien des cas nous avons trouvé ces deux corps placés côte à côte. De plus, ces corps ne se voient que sur des préparations colorées à l'hématoxyline et même, dans celles-ci, on ne les trouve pas toujours. Dans ce cas comme dans l'autre nous ne pouvons pas nous

prononcer sur leur nature et par conséquent il nous est difficile de les déterminer, vu leur inconstance.

Toutefois, sans avoir la prétention d'établir le moment de l'apparition de ces deux corps chromatiques, il nous semble cependant, que celle-ci a lieu dans un stade très jeune de l'asque car nous avons trouvé ces corps même dans les cellules ascogènes jeunes (fig. 7 et 8, pl. II, C).

Après la formation du noyau sexuel de l'asque, celui-ci ne reste pas longtemps en repos. Il entre en division qui commence par la fragmentation du filament chromatique, et ensuite par l'apparition d'un fuseau bien apparent plus ou moins oblique, à chaque extrémité duquel se voit un centrosome ; le centre du fuseau est occupé par deux chromosomes. A ce stade le nucléole est complètement disparu.

Plus tard, chaque chromosome, deux fois plus gros que celui des cellules mycéliennes, remonte vers les pôles pour former une masse chromatique qui masque le centrosome.

Après la formation de deux noyaux-fils, une nouvelle division suit la première : les axes des fuseaux n'y présentent pas une orientation constante. Il en est de même pour la troisième mitose. Tous ces fuseaux, très nets, portent chacun deux chromosomes équatoriaux plus petits que ceux de la première mitose et un centrosome à chacune des extrémités (fig. 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, pl. II, C).

Les huit noyaux ainsi formés passent ensuite à l'état de repos ; ils constituent les noyaux de huit spores qui se forment aux dépens du cytoplasme de l'asque.

Cependant, il y a des cas où l'asque ne renferme qu'un nombre de spores inférieur à huit. Ces anomalies qui d'ailleurs se présentent dans beaucoup d'autres espèces, sont dues à des divisions irrégulières du noyau de l'asque.

Spores. — Les spores arrondies à 5μ de taille peuvent germer à l'intérieur de l'asque par bourgeonnement ; chaque bourgeon qui va devenir une spore nouvelle reçoit un noyau de la spore-mère. Le noyau de cette dernière se divise mito-

tiquement en deux noyaux. Nous avons nettement observé les mitoses dans les spores renfermées dans l'asque ; un fuseau net, portant à son équateur une petite masse de chromosomes (il nous semble avoir pu discerner deux petits bâtonnets, (fig. 16, pl. II C).

La structure histologique de la spore est la même ; un cytoplasme granuleux creusé de petites vacuoles qui contiennent des endochromidies et un noyau au centre de la spore. Par la formation du bourgeon une partie d'endochromidies passe dans celui-ci et la nouvelle spore présentera la même structure que la spore-mère (fig. 33).

MODIFICATIONS HISTOLOGIQUES.

Nous avons indiqué, déjà, les intéressantes modifications morphologiques que l'hôte subit sous l'action parasitaire.

Nous avons dit, en effet, que l'hypertrophie des organes intéressés est due aux cloisonnements actifs des cellules et en même temps à leur accroissement. Pendant tous ces phénomènes, les noyaux qui gagnent en volume et surtout en chromatine, se divisent activement par mitose ; nous avons rencontré très fréquemment de très belles figures karyokinétiques ; ces noyaux accumulent une grande quantité de chromatine pour la formation des chromosomes.

Il arrive assez souvent que les noyaux soient réduits à des petits noyaux fusiformes à cause des vacuoles qui se forment dans ces cellules. Lorsqu'on examine une coupe transversale ou même longitudinale dans les deux organes intéressés, carpelle et écaille, on constate l'existence de deux sortes de cellules dans leurs tissus ; on y trouve des cellules où toute la cavité cellulaire est remplie d'une solution précipitée ou non d'un très beau jaune orange qui se colore fortement en rouge ou en bleu, par les colorants spécifiques, le rouge neutre et le bleu de crésyl dans l'examen vital.

Dans des coupes montées simplement dans l'eau, beaucoup

de ces cellules renferment de grosses vacuoles qui contiennent une solution rosée due au pigment anthocyannique qui donne la couleur rougeâtre aux organes affectés.

On trouve en outre de petits cristaux d'oxalate de Ca qui disparaissent dans les préparations aussitôt qu'elles passent dans l'alun de fer. Enfin, les fixateurs peuvent provoquer la précipitation du contenu des vacuoles et cette précipitation a lieu sous divers aspects et différentes tailles ; quant à leur forme elle est très variée : allongée, sphérique, en cordons plus ou moins longs, en rosette, etc...

Il est à remarquer que dans les cellules qui entourent les faisceaux vasculaires, le chromidium reste presque homogène, conservant une teinte jaunâtre très claire au centre de la cellule, alors que les endochromidies qui entourent cette vacuole centrale, montrent une belle couleur orange. Enfin, d'autres cellules présentent un chromidium peu dense précipité en une sorte de réseau.

Dans beaucoup d'autres cellules le vacuome est très réduit ; ces cellules possèdent un cytoplasme finement granuleux qui renferme une quantité assez grande de cytosomes sphériques ou allongés en bâtonnets plus ou moins courts.

Fréquemment les cytosomes s'assemblent au centre de la cellule ou ils sont dispersés dans les trabécules cytoplasmiques.

Enfin, le plastidome représenté par des chloroplastes à peu près sphériques dans les cellules du tissu de l'écaïlle, et, des chloroplastes allongés, des *mitoplastes*, dans le tissu du carpelle, subit des modifications analogues à celles produites dans d'autres cas. Il y a donc une transformation progressive des chloroplastes en amyloplastes et finalement une dissociation de ceux-ci en grains d'amidon qui forment un amas autour du noyau. Généralement, il n'y a qu'une sphérule amylacée qui se forme dans le chloroplaste ; la sphérule augmente de volume jusqu'à envahir tout le plaste

qui se transforme en un grain d'amidon ; les grains d'amidon montrent des volumes souvent très supérieurs, parfois ils sont très petits (fig. 34).

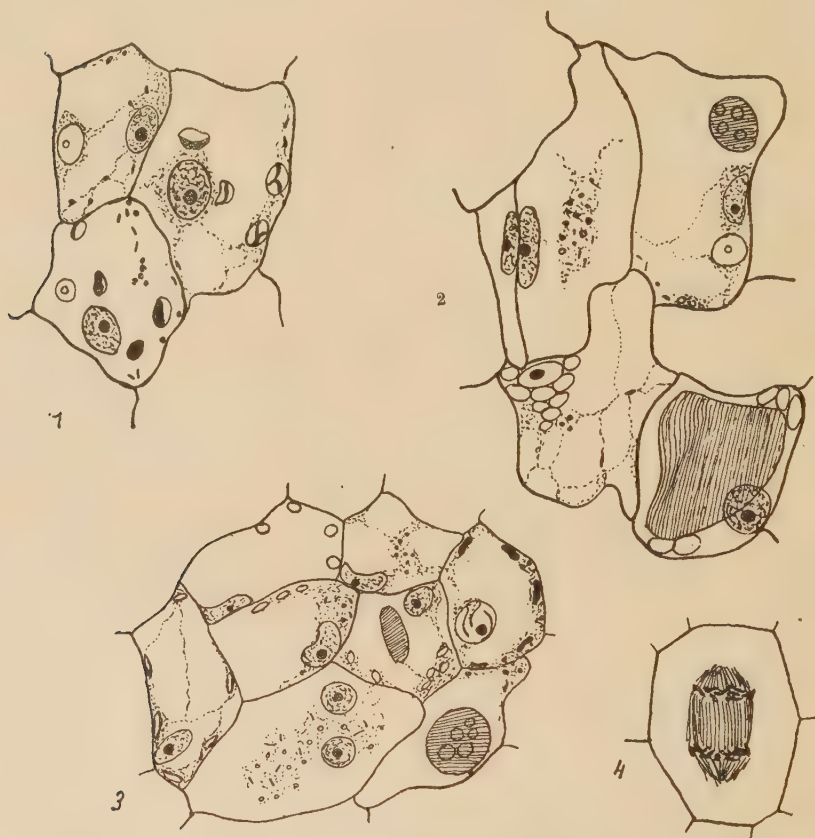


Fig. 34. — 1. Cellules du tissu de l'écaïlle montrant les chloroplastes transformés en amyloplast, des cytosomes sphériques et en bâtonnets sur les trabécules cytoplasmiques. 2. Un stade plus avancé : les grains d'amidon se groupent soit autour du noyau, soit ils sont poussés à la périphérie de la cellule par une grosse vacuole. Dans la cellule d'en haut on voit les cytosomes transformés en gros vésicules. 3. Les mêmes phénomènes se passent dans le tissu du carpelle. 4. Noyau en mitose.

Quant aux faisceaux, ceux-ci semblent bien multiplier leurs éléments et nous avons souvent rencontré les noyaux de cellules de l'endoderme ou de cellules libériennes, en

mitose. Sur la structure anatomique des faisceaux nous n'insisterons pas car elle a été bien étudiée par von Guttenberg.

Nous croyons qu'il est intéressant de signaler l'abondance en vacuoles des cellules de l'endoderme, du péri-cycle et même des cellules libériennes qui contiennent, en outre, un cytoplasme très riche en cytosomes sphériques et spécialement en longs bâtonnets (fig. 35).

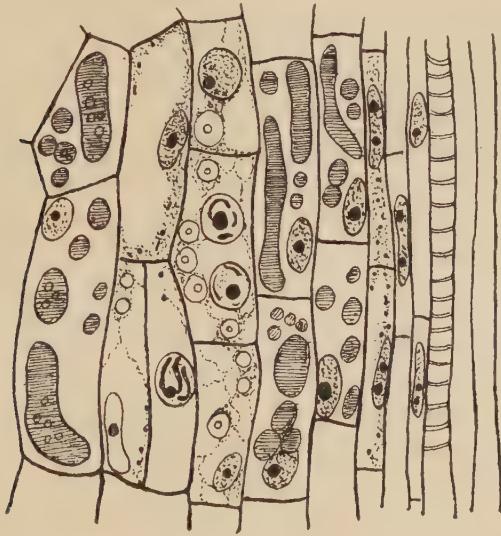


Fig. 35. — Section longitudinale dans un faisceau du carpelle montrant les cellules de l'endoderme riche en chromidies ; dans les cellules du péri-cycle on voit de gros grains d'amidon et hyle central.

Enfin, il est très caractéristique, le contour des cellules qui devient tout à fait irrégulier ; il se montre comme une ligne formée d'une succession de sinuosités à contours plus ou moins faibles.

Exoascus Insititiae Sadeb.

Nous terminerons cette étude avec un champignon assez caractérisé par les déformations qu'il produit sur la plante hôte.

Cette espèce récoltée dans le Lot-et-Garonne sur du Prunier d'Ente (*Prunus Insititiae* L.) produit des balais de sorcière qui se reconnaissent facilement par l'hypertrophie et par la couleur verte très pâle des pousses affectées. En même temps les feuilles sont épaissies et présentent un aspect luisant. Ces échantillons ont été fixés dans divers fixateurs et les résultats obtenus sont satisfaisants à tous les points de vue ; en même temps, l'intérêt est d'autant plus grand, que nous n'avons pas, jusqu'à l'heure actuelle, d'autres recherches concernant l'étude cytologique de cette espèce.

STRUCTURE DU CHAMPIGNON.

Nous pouvons parfaitement comparer le développement de ce champignon à celui de l'*Exoascus deformans*. Le thalle comprend deux parties : une partie interne localisée au sein des parenchymes vertes et une partie superficielle logée sous la cuticule.

Dans des coupes faites à la main, nous avons coloré le champignon avec la roseazurine et la benzoazurine en un bain alcalin après l'action de la potasse.

Le mycélium de ce champignon est formé de filaments qui rampent çà et là dans le tissu de la feuille suivant les dépressions intercellulaires. Il convient de remarquer la tendance du mycélium de s'orienter toujours vers la surface de la feuille pour gagner la couche superficielle. En effet, une coupe transversale, montre nettement ces filaments cheminant entre les cellules de la plante nourricière et en se

dirigeant vers l'épiderme supérieur pour pénétrer ensuite entre les cellules de celui-ci et s'installer sous la cuticule, où les filaments continuent à se ramifier dans toutes les directions. Chaque ramification s'allonge et se ramifie à son tour de sorte que le thalle aura une surface d'exploitation assez longue.

Le mycélium se montre sous l'aspect d'un tube mycélien de faible diamètre. Il en est d'ailleurs presque toujours ainsi au début, mais au fur et à mesure qu'il se développe il gagne en diamètre en grossissant plus ou moins.

Les filaments sont composés d'articles, quelques-uns longs, d'autres plus courts (fig. 36). Ces articles sont séparés

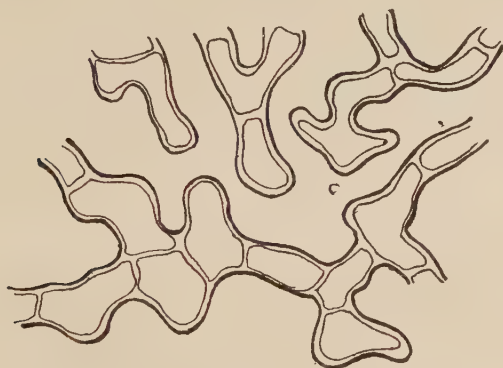


Fig. 36. — Disposition des filaments mycéliens à la surface de la feuille.

par des cloisons. Dans la couche superficielle les cellules mycéliennes sont généralement très courtes et renflées, presque arrondies. Dans un stade plus avancé beaucoup de ces cellules vont se transformer en papilles qui font saillie en perçant la cuticule pour devenir asques. Les asques cylindriques à leur maximum de développement mesurent 25-10 μ . Ils montrent à leur base une cellule presque vide qui se forme pendant les divisions nucléaires, c'est-à-dire dans un stade jeune de l'asque. Les cellules mycéliennes renferment ordinairement deux noyaux; toutefois, il arrive souvent le cas où

le nombre de ceux-ci est supérieur à celui de deux. Ces cellules renferment un cytoplasme riche en petits cytosomes sphériques et uniformes, disposés sur les parois cellulaires, tandis que le reste du cytoplasme est bourré de granules plus ou moins gros colorés en noir par l'hématoxyline ; ce sont les endochromidies qui se réunissent plusieurs dans l'asque, en une grosse endochromidie en rosette ; parfois



Fig. 37. — 1. Cellule mycélienne montrant les cytosomes qui, dans cette espèce, sont très gros. 2. Cellule ascogène avec endochromidies. 3. Cellules mycéliennes binucléées, fusion de deux noyaux et cellules ascogènes avec un gros noyau. 4 et 5. Asques après la première et la seconde division. 6. De grosses endochromidies dans un asque. 7. Le vacuome dans une spore.

on trouve deux ou trois endochromidies dans la vacuole (fig. 37).

Evolution nucléaire.

Mycélium. — Les cellules mycéliennes qui composent les filaments possèdent deux noyaux assez gros à membrane nucléaire nette, un nucléoplasme avec quelques filaments chromatiques et un nucléole très coloré.

Ces noyaux se divisent par mitose et les figures observées dans le thalle végétatif de ce champignon sont aussi belles et nettes que celles offertes par l'*Exoascus deformans*.

La figure 1, planche III C montre ces noyaux en division : à la métaphase on constate deux fuseaux très nets avec un centrosome à chaque pôle. Il est à rappeler que dans cette espèce comme dans d'autres, les mitoses ont lieu simultanément. Au centre du fuseau, à la plaque équatoriale, on distingue très bien quatre chromosomes sous l'aspect de quatre petits bâtonnets parallèles entre eux, deux par deux. Dans un stade plus avancé, les chromosomes s'éloignent deux à deux pour se porter vers les deux pôles où ils se réunissent en deux masses homogènes restant quelque temps encore unies par un fuseau achromatique.

Bientôt il se forme quatre noyaux qui vont se répartir par une cloison en deux cellules à deux noyaux lesquels se diviseront plus tard, à leur tour.

Asques. — Si on examine une coupe au microscope on remarque dès le premier abord l'abondance des asques. Ces asques possèdent un noyau sexuel qui se constitue comme dans d'autres cas. Les deux noyaux végétatifs, au moment de la fécondation arrivent en contact, les filaments chromatiques se mélangent, les nucléoles se pénètrent (fig. 37).

Le noyau qui en résulte grossit considérablement. Il organise bientôt son nucléole qui montre une grande affinité pour les colorants ainsi que les filaments chromatiques qui se colorent fortement. La membrane nucléaire, elle aussi est très distincte. A ce moment on voit apparaître au pôle supérieur du noyau un corps sphérique ; nous n'avons pas vu si ce corps va se diviser pour former deux comme chez *l'Exoascus deformans* et *Taphrina Alni* (fig. 2, pl. III, C).

A un moment donné l'asque se prépare pour donner les spores ; le processus de cette formation ne diffère pas de celui que nous avons décrit pour d'autres espèces.

On constate tout d'abord que le contour du noyau devient irrégulier jusqu'à disparaître, tandis que dans le nucléoplasme la coloration des segments chromatiques est plus intense et ils semblent se grouper vers le pôle inférieur du

noyau. A ce moment le nucléole est encore visible. Plus tard ce dernier cesse d'être visible et à ce moment on voit apparaître un fuseau à deux centrosomes sur lequel on distingue facilement à la plaque équatoriale, deux gros chromosomes. Ultérieurement, ces chromosomes refluent vers les pôles pour organiser deux noyaux. Bientôt il se forme une seconde et ensuite une troisième mitose qui présentent les mêmes caractères que la première ; néanmoins, la différence consiste en ce que les chromosomes qui sont tellement rapprochés qu'on croirait qu'il n'y en a qu'un seul, sont deux fois plus petits qu'à la première division. Les huit noyaux-fils ainsi formés restent quelque temps entassés dans le cytoplasme de l'asque ; ensuite le cytoplasme de celui-ci se concentre autour d'eux pour organiser les spores (fig. 3-9, pl. III C).

Spores. — La spore arrondie à $3-5\ \mu$ de diamètre montre une membrane dépourvue de coloration propre et un cytoplasme qui délimite quelques petites vacuoles où les endochromidies sont bien colorées. Le centre de la spore est occupé par un noyau sphérique qui montre un nucléole très distinct (fig. 37). Les spores germent soit dans l'asque, soit sur la surface de la feuille.

Le noyau de la spore montre à un moment donné une désorganisation de la substance chromatique, qui finit par l'apparition d'un fuseau très net qui porte à son centre une masse de chromosomes qui ne laisse voir aucun détail.

Nous avons souvent rencontré des spores à deux noyaux ; les mitoses dans les spores également.

Après la division du noyau il se forme un bourgeon qui reçoit un noyau de la spore-mère de sorte qu'une nouvelle spore se forme (fig. 10, pl. III C).

Action sur les tissus. — En ce qui concerne l'excitation exercée par le parasite sur les tissus de l'hôte, il résulte de nos observations, que toutes les cellules, celles de l'épiderme,

les cellules en palissade et même celles du tissu lacuneux, sont susceptibles d'être intéressées.

Elles subissent tout d'abord un cloisonnement qui s'effectue presque dans tous les sens; en même temps, les cellules s'accroissent dans les deux sens et il nous semble que cet accroissement est plus prononcé dans le sens tangentiel pour les cellules parenchymateuses tandis que dans l'épiderme, le diamètre vertical est celui qui s'exagère le plus.

Au-dessus des nervures il y a également hypertrophie cellulaire de sorte qu'en examinant une préparation, on constate, comme dans d'autres espèces, la disparition de toute trace de deux tissus variés. Il se forme un tissu homogène qui laisse voir parmi ces cellules hypertrophiées les filaments mycéliens qui tendent à gagner toujours les surfaces, de préférence celle supérieure où le parasite s'installe et fructifie.

Nous avons dit au début que les feuilles parasitées en dehors de l'hypertrophie, montrent aussi une décoloration assez sensible. Cette coloration est due aux chloroplastes qui, non seulement, ne suivent pas l'augmentation des cellules, mais encore voient leur nombre très diminué par cellule. Il y a des cellules à deux ou trois plastes seulement sinon un seul plaste comme dans bien des cas.

Par contre, les cytosomes très beaux et très abondants, sont localisés sur les parois et les trabécules cytoplasmiques dans les cellules épidermiques, alors que dans les cellules sous-jacentes ils montrent plutôt la tendance à se grouper au centre. Leur forme est allongée en bâtonnets plus ou moins courts. Cependant, quelques-uns conservent leur forme sphérique et se groupent au centre de la cellule où souvent ils deviennent vacuolaires (fig. 38).

Sur le même rameau, une région indemne montre des cytosomes sphériques uniformes, localisés autour des plastes; ceux-ci, frappent par leur colorabilité intense, lorsqu'on les compare avec ceux d'une région affectée où ils perdent plus ou moins la propriété de colorabilité.

De même pour les plastes, très nombreux et très colorés dans la cellule saine, perdent aussi leur coloration.

Le vacuome montre à peu près les mêmes caractères que dans les autres espèces. La présence du parasite provoque une formation abondante de tannin dans les cellules épidermiques et celles sous-jacentes.



Fig. 38. — Section montrant des cellules hypertrophiées et les filaments mycéliens occupant les méats ; le mycélium, *my*, renferme de beaux cytosomes, Les cellules de la plante nourricière montrent une réduction du nombre des plastes tandis que les cytosomes se présentent sous forme de bâtonnet ; plus ou moins longs, parfois ils sont vésiculeux. *n*. noyau en division ; cellule avec deux noyaux.

Enfin, le noyau à un ou deux nucléoles dans les cellules normales, s'accroît considérablement et accumule beaucoup de chromatine qui sert probablement à la formation des chromosomes. En même temps, leur contour devient irrégulier.

Pendant les cloisonnements cellulaires ces noyaux se divisent par mitose et nous avons rencontré tous les stades karyokinétiques. Quant à la membrane cellulaire elle montre

un faible épaissement ; sa structure reste toujours cellulosique et se colore très bien par l'hématoxyline.

Enfin, d'autres espèces d'Exoascées, *Taphrina Ulmi*, *Exoascus purpurascens*, et *Taphrina Cellis* nous ont été envoyées.

La fixation de ces échantillons étant donc faite quelques jours après la récolte, nous n'avons pas obtenu de bons résultats qui méritent d'être signalés. L'*Exoascus alni-torquus*, récolté à Barèges, montrant un stade très avancé, nous n'avons pu, non plus, suivre la formation des asques et des ascospores.

DEUXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET RÉSUMÉ

Sous ce titre nous allons résumer les principaux faits qui résultent de nos recherches sur quelques espèces d'*Exoascus* appartenant aux genres *Exoascus* et *Taphrina*, étudiées dans le présent mémoire.

Nous avons étudié les espèces suivantes : *Exoascus deformans*, *Exoascus betulae*, *Exoascus Pruni*, *Exoascus Crataegi*, *Exoascus Insititiae*, *Taphrina aurea*, *Taphrina Alni-incanae* et *Taphrina bullata*.

SITUATION DU THALLE.

Dans la majorité des espèces étudiées le thalle est entièrement sous-cuticulaire. Les filaments mycéliens forment une couche parfois continue au-dessus de l'épiderme sans que les cellules qui les composent pénètrent entre les cellules épidermiques (*Exoascus betulae* et *Taphrina bullata*) ; dans d'autres espèces, *Taphrina aurea*, *Taphrina Alni-incanae* et *Exoascus Crataegi*, les cellules mycéliennes s'enfoncent entre les cellules épidermiques et en fin le thalle peut être différencié en un mycélium végétatif qui chemine entre les cellules du tissu de l'hôte sans jamais pénétrer dans celles-ci (absence complète de suçoirs) et un mycélium ascogène qui se localise sous la cuticule (*Exoascus deformans*, *Exoascus Pruni* et *Exoascus Insititiae*).

Dans la plupart de ces espèces le parasite s'installe de préférence sous la cuticule de l'épiderme supérieur ; néanmoins, contrairement à ce que disent les auteurs, la face inférieure peut être souvent attaquée comme la supérieure (*Exoascus deformans*, *Exoascus Insititiae*, *Exoascus betulae*).

Nous avons constaté ce cas, particulièrement, dans les jeunes feuilles attaquées de sorte que nous avons été conduite à conclure que cette localisation doit dépendre beaucoup de l'âge de la feuille ; les jeunes feuilles, ayant des membranes plus facilement pénétrables, ou moins résistants à la substance digestive sécrétée par le mycélium, pendant la progression de celui-ci qui se fait plutôt par voie chimique, le long des parois cellulaires.

MORPHOLOGIE DU THALLE.

En général, le thalle qu'il soit intercellulaire ou sous-cuticulaire, est constitué de filaments mycéliens à un faible diamètre au début ; au fur et à mesure que le parasite avance en âge, son diamètre s'accroît ; enfin, pour explorer de grandes surfaces, de nutrition, il se ramifie, ordinairement, suivant toutes les directions.

Des coupes tangentielles et transversales pratiquées dans la région affectée, sont seules capables de nous renseigner sur les caractères morphologiques et histologiques du thalle.

Le mycélium ou thalle se compose de filaments rameux, cloisonnés à des articles plus ou moins allongés et dont les cloisons sont plus épaisses que la membrane propre du champignon.

Membrane. — Nous n'avons pas étudié spécialement la structure et la composition chimique de la membrane ; toutefois, nous nous contentons seulement de rappeler qu'elle est ordinairement colorable par la roseazurine, la benzoazurine et le bleu coton, tandis qu'elle reste incolore sous l'action de l'hématoxyline comme à l'état naturel.

Cytoplasme. — Dans les cellules jeunes le cytoplasme a une structure dense et presque homogène ; un peu plus tard celui-ci devient vacuolaire et va en se raréfiant.

Vacuoles. — Les cellules mycéliennes présentent un cytoplasme dense, creusé de toutes petites vacuoles sphériques dans les cellules jeunes tandis que dans les cellules plus âgées, ces vacuoles augmentent de volume de sorte que la structure du cytoplasme devient très vacuolaire. Les vacuoles renferment des précipitations métachromatiques sous forme d'*endochromidies* sphériques de diverses tailles et fortement colobiales par l'hématoxyline ferrique, dans les préparations fixées dans divers réactifs.

Cytosomes. — Outre les endochromidies, on distingue dans le cytoplasme des cellules mycéliennes, les *cytosomes*, petites boules uniformes très chromatiques et dispersées dans tout le cytoplasme de cellules jeunes ; sur les parois et les trabécules cytoplasmiques, dans les cellules plus âgées.

Il est à noter qu'au moment de la division du noyau de l'asque, on ne distingue plus les cytosomes ; ceux-ci disparaissent ou ils perdent leur chromatine qui servirait probablement à la formation des chromosomes pendant les divisions nucléaires.

Noyaux primaires. — Les cellules mycéliennes renferment ordinairement deux noyaux placés côte à côte au milieu de la cellule ; ils présentent sensiblement la même structure dans toutes les espèces. Ils sont pourvus chacun d'un nucléole fortement colorable par l'hématoxyline et la safranine et d'une membrane nucléaire nette.

Dans la plupart de nos espèces, nous avons pu distinguer dans le nucléoplasme de ces noyaux, des filaments chromatiques.

Dans bien des cas (*Exoascus deformans* et *Taphrina bulbata*...) le nombre des noyaux par article est supérieur à deux ; en effet, chez l'*Exoascus deformans* ce nombre atteint parfois le chiffre de douze ou quatorze. Cela tient vraisem-

blement à ce que la cloison ne se forme pas immédiatement après la division des noyaux.

Noyau secondaire. — Le noyau de l'asque montre un volume deux fois plus grand que celui de chacun des noyaux végétatifs. La forme normale est celle d'une sphère. La structure est la même que celle de noyaux primaires, sauf la grande électivité que celui-ci acquiert pour les réactifs. Enfin, le nucléole situé normalement au centre, présente, lorsqu'il est volumineux, une vacuole à son centre.

Asques. — L'asque qui représente l'organe sporifère, naît de la transformation d'une cellule mycélienne dont ses deux noyaux se sont fusionnés. La cellule qui en résulte c'est une *oosphère* ou un œuf dont le noyau représente un noyau de fécondation.

L'œuf se développe progressivement en poussant une sorte de papille d'abord. Cette papille, qui représente le jeune asque, perce la cuticule et finit par avoir une forme cylindrique qui s'allonge perpendiculairement à la surface de l'épiderme de la plante hôtalière.

L'asque peut dans certains cas rester en communication avec l'œuf ou il peut s'en séparer par une membrane qui délimite une cellule basilaire. Cette cellule reste presque vide, le contenu de l'œuf étant amassé dans l'asque proprement dit.

L'apparition de la membrane basilaire a lieu, généralement, avant les divisions nucléaires dans l'asque ; parfois, ceci a lieu après la formation des noyaux ou même pas du tout. C'est le cas de *Taphrina aurea* où l'asque est souvent dépourvu de cellule basilaire. Toutefois, dans ces cas, bien que la membrane ne soit pas visible, il y a pourtant une différence entre la base de l'asque qui se trouve presque dépourvue de substance cellulaire tandis que dans le reste, elle abonde.

Enfin, il arrive des cas où l'asque est rempli de spores sans qu'une cellule basilaire soit formée.

Centrosomes ? — Il est très intéressant de signaler la présence de deux corps sphériques situés aux deux pôles du noyau de fécondation : l'un entre celui-ci et le sommet de l'asque, l'autre entre le noyau et la base de l'asque.

Nous n'avons rencontré ces corps que dans trois espèces seulement, dans l'*Exoascus deformans*, *Taphrina Alni-incanae* et *Exoascus Insititiae*.

En effet, aussitôt après la fécondation, dans la cellule ascogène, on voit apparaître au voisinage du noyau, dans le pôle supérieur, un corps sphérique. A un moment donné au lieu d'un corps on en trouve deux placés côte à côte.

Cette disposition ne dure pas longtemps car l'un de ces corps s'éloigne progressivement du premier pour gagner le pôle opposé.

Des corps semblables ont été décrits par M. Dangeard dans d'autres champignons (*Peziza vesiculosa*, *Polyporus versicolor*) ; ceux-ci accompagnent presque toujours le noyau sexuel. Etant donné que ces organites occupaient les pôles du noyau, l'auteur les appelait au début « des centrosomes » ensuite, dans des travaux ultérieurs, il revient sur la nature de ces corps et leur donna le nom de « coenosphères ».

Au début, nous nous sommes demandé également si ces corps ne représentent pas les deux centrosomes qui président à la division du noyau de l'asque. Nous croyions qu'il s'agissait d'une division précoce d'un centrosome situé au pôle du noyau, en vue de la division nucléaire suivante. Or, étant donné que la position du fuseau dans la première mitose dans l'asque est transversale et non longitudinale pour correspondre à la position de deux centrosomes d'une part, et, de l'autre, vu leur inconstance dans les diverses préparations, nous avons cessé de leur attribuer un rôle quelconque pour l'instant.

En effet, ces corps ne sont visibles que dans les préparations colorées à l'hématoxyline d'après Heidenhaim et même dans celles-ci leur présence est d'une façon très inconstante.

Quant à leur sort ultérieur nous ne pouvons pas nous prononcer pour le moment.

Sporulation. — Normalement, l'asque renferme huit spores issues de trois bipartitions successives du noyau sexuel de l'asque.

Cependant, il se présente des cas où le nombre des spores est inférieur à celui de huit. Il est très probable, dans ces cas, que l'un des noyaux de la première ou bien de la seconde mitose ne se divise pas comme les autres ; il dégénère, en perdant sa substance chromatique. Il y aura donc un nombre de moins de spores. Parfois, le noyau de l'asque ne se divise qu'une seule fois et l'asque ne renferme alors que deux spores (*Taphrina aurea*, *Taphrina Alni-incanae*, etc.).

En résumé, le nombre des spores par asque peut varier et l'asque peut renfermer de deux à huit spores.

Le nombre des noyaux dans l'asque correspond généralement à celui des spores ; néanmoins, dans quelques cas le nombre de ceux-ci est indépendant de celui des spores, ce qui amène à des aspects assez curieux. En effet, on constate parfois, outre quelques noyaux qui réorganisent leurs éléments nucléaires pour devenir ensuite les noyaux des spores correspondantes, d'autres noyaux, qui voient leur taille diminuer jusqu'à ce qu'ils apparaissent sous forme de points chromatiques. Ces noyaux atteints de dégénérescence finissent par disparaître.

Souvent, ils perdent leur chromatine progressivement du centre vers la périphérie ils apparaissent alors sous la forme de petits anneaux. L'asque de *Taphrina aurea* montre fréquemment de pareils cas : deux ou quatre noyaux complets tandis que d'autres tout petits représentent des vestiges des noyaux dégénérés.

Des phénomènes analogues ont été décrits pour d'autres espèces d'Exoascées par Ikeno (*Taphrina Kusonoï*, *Taphrina Johansonii*, etc...).

DIVISIONS NUCLÉAIRES.

a) *Divisions des noyaux végétatifs.* — Toutes les divisions des noyaux, soit dans l'appareil végétatif, soit dans l'appareil fructifère, sont des divisions indirectes.

Dans le thalle, les mitoses sont simultanées ; on voit apparaître au centre de deux noyaux qui se trouvent dans chaque cellule mycélienne, après la disparition de la membrane nucléaire, une ligne achromatique sur la nature de laquelle il est très difficile de se prononcer.

Cette ligne représente un fuseau muni à ses extrémités d'un centrosome très net dans la plupart des espèces. Ils sont moins visibles chez *Taphrina bullata* ; la présence de ceux-ci est tout de même évidente, mais ils sont très petits et c'est pour cette raison qu'ils ont échappé à notre observation. Il en est de même pour le fuseau qui reste moins visible dans cette espèce que dans les autres.

A droite et à gauche du centre de ce fuseau se placent deux chromosomes sous forme de petits bâtonnets ; ceux-ci, subissent une scission longitudinale à la métaphase de sorte qu'on peut facilement compter quatre chromosomes parallèles entre eux, deux par deux.

Bientôt ceux-ci se séparent et chaque moitié s'écarte progressivement de l'équateur vers les pôles où ils se réunissent en deux masses homogènes reliées encore quelque temps par la substance achromatique. A ce stade les deux masses sont uniformes car les deux chromosomes qu'elles contiennent, cessent d'être reconnaissables. Arrivée au pôle, chaque paire contribue à la constitution d'un nouveau noyau. *Les divisions végétatives sont donc caractérisées par la présence d'un fuseau, de deux centrosomes et de deux chromosomes qui se dédoublent et par l'absence de membrane nucléaire. Les quatre chromosomes se séparent deux par deux pour constituer à la*

fin des noyaux à deux chromosomes. Ces noyaux représentent donc une phase haploïde à n chromosomes.

b) *Division du noyau de l'asque.* — Nous allons exposer rapidement le processus de division sexuel de l'asque.

La première division dans l'asque débute par la fragmentation des filaments chromatiques en granules qui s'unissent pour la formation des chromosomes. L'apparition du fuseau s'effectue en même temps que la membrane nucléaire aussi bien que le nucléole disparaissent; néanmoins, il y a des cas comme dans l'*Exoascus Pruni* où le nucléole persiste jusqu'à l'anaphase. Dans cette espèce le nucléole diminue de taille au fur et à mesure que la division avance; il perd peu à peu sa chromatine jusqu'à l'anaphase quand il disparaît. Pendant tout ce temps le nucléole se montre vacuolaire.

A la métaphase on voit apparaître un fuseau très caractéristique qui porte à chacune de ses extrémités un centrosome net.

La position de l'axe du fuseau est généralement transversale. Quant à la substance achromatique du fuseau elle semble se former aux dépens du cytoplasme de l'asque, car nous n'avons jamais trouvé le fuseau à l'intérieur du noyau qui conserve sa membrane nucléaire.

A la plaque équatoriale on distingue deux gros chromosomes qui se séparent à l'anaphase en se rendant chacun au voisinage d'un centrosome pour constituer deux noyaux-fils. Généralement, la métaphase est courte; l'anaphase au contraire dure un temps plus long de sorte que ce stade a été souvent rencontré.

Les deux noyaux formés avant qu'ils réorganisent tous leurs éléments nucléaires, entrent à leur tour en mitose et bientôt quatre noyaux vont se former. Enfin, la troisième division qui suit la seconde s'effectue comme dans le cas précédent. L'axe du fuseau de la deuxième et de la

troisième mitose n'a pas une position déterminée dans l'asque.

Dans ces dernières divisions les centrosomes sont assez nets et les chromosomes deux fois plus petits que dans la première mitose sont toujours en nombre de deux. Parfois, ils sont si rapprochés qu'on croirait qu'il n'y a qu'un seul chromosome. A part cela, la division n'offre rien de particulier.

Après la formation des huit noyaux le cytoplasme de l'asque se concentre autour d'eux pour organiser les spores.

FÉCONDATION.

Nous avons dit que les cellules mycéliennes possèdent à la fin de la végétation deux noyaux qui montrent une ressemblance parfaite. Ils ont une taille relativement appréciable et renferment chacun un gros nucléole.

A un moment donné ces deux noyaux vont se fusionner ; ils deviennent donc deux noyaux copulateurs. A la fusion ces deux noyaux viennent au contact, la membrane qui les séparent disparaît au point commun et la fusion commence par les cavités nucléaires, c'est-à-dire par les filaments chromatiques (dans les espèces où ceux-ci ont été mis en évidence) qui se mélangent pour se finir par les nucléoles qui s'unissent en un seul.

Après la fusion la cellule devient un œuf au centre duquel le noyau sexuel grossit considérablement. Son volume est deux fois plus grand que celui de chaque noyau copulateur étant donné que chaque noyau apporte une quantité égale de substance chromatique. Ce noyau réorganise une nouvelle membrane, son nucléole très gros occupe le centre tandis que les filaments chromatiques se colorent fortement.

C'est notre maître M. Dangeard qui a reconnu l'acte de la fécondation dans ce groupe de champignons par la fusion de deux noyaux de la cellule mycélienne.

Une fois la fécondation opérée le noyau sexuel reste pendant un temps plus ou moins long à l'état de repos.

A un moment donné l'œuf pousse un prolongement qui représente le jeune asque.

Réduction chromatique. — On a déjà constaté, que les noyaux qui se fusionnent à la fin de la végétation dans les cellules ascogènes, sont les résultats de deux divisions simultanées qui aboutissent à la formation des noyaux qui renferment chacun *deux chromosomes*. Le noyau sexuel qui résulte de cette fusion doit être considéré donc comme possédant *quatre chromosomes*. Il représente par conséquent un stade *diploïde à $2n$ chromosomes*.

Le noyau sexuel devient susceptible de fournir par trois bipartitions successives huit noyaux embryonnaires ; les noyaux des spores.

La première division dans l'asque montre à droite et à gauche d'un fuseau achromatique, *deux chromosomes* au lieu de quatre chromosomes comme il devait se présenter lorsqu'il s'agissait d'une division ordinaire. Il y a donc dans cette division, *réduction de moitié* du nombre des chromosomes du noyau sexuel de l'asque. Le volume de ces deux chromosomes est deux fois plus grand que dans les noyaux végétatifs et nous avons dit que cela tient à ce que la substance chromatique se trouve doublée par la fécondation. Cette division achevée les deux noyaux qui en résultent commencent une nouvelle bipartition. Il en est de même pour la troisième mitose.

Les fuseaux de la seconde et de la troisième mitose se comportent comme le premier ; ils montrent toujours à leur centre, à la plaque équatoriale *deux chromosomes* qui sont *moitié plus petits* que ceux du noyau générateur. Ces chromosomes se portent en sens opposé vers les pôles.

A ce moment les noyaux qui en dérivent ne possèdent chacun que la moitié de la substance chromatique.

En résumé, on trouve donc dans la première mitose dans

l'asque, une réduction du nombre des chromosomes et dans les deux autres divisions, une réduction de la substance chromatique.

Il y a donc dans le premier cas une division *réductionnelle du nombre des chromosomes* et dans le second cas, une division de *la quantité de la substance chromatique*.

Les phénomènes de la réduction chromatique semblent avoir un caractère de généralité car des phénomènes semblables ont été signalés par M. Dangeard chez les Ustilaginées, les Basidiomycètes et les Ascomycètes. De plus, dans le beau mémoire sur les Urédinées, Sappin-Trouffy arrive aux mêmes observations relatives à la réduction chromatique.

Donc, les phénomènes de réduction de la substance chromatique, à peu près générales chez les plantes inférieures, ressemblent à ceux qui se produisent chez les plantes supérieures et chez les animaux.

Spores. — Aussitôt les bipartitions achevées il se forme dans l'asque huit noyaux qui deviennent les noyaux des spores de sorte que les deux chromosomes se retrouvent dans les noyaux des spores avec moitié moins de substance chromatique.

La spore conserve donc les caractères de l'espèce pour les transmettre aux descendants avec le même nombre d'éléments chromatiques. En effet, les spores germent en émettant des bourgeons qui reçoivent chacun un noyau de la spore-mère. Ce noyau se divise et la division se fait par *mitose* qui a été constaté dans la plupart des espèces étudiées.

La division du noyau de la spore est semblable aux deux dernières mitoses des asques, de sorte que deux petits bâtonnets ou bien deux petits chromosomes ont été, parfois, nettement distingués à la plaque d'un petit fuseau, dans quelques spores. Néanmoins, dans la majorité des cas ces chromosomes sont si rapprochés et si petits qu'ils se confondent en un seul.

On a observé quelquefois que la spore en germant émet un tube qui s'allonge progressivement ; le cytoplasme de la spore passe entièrement dans ce tube entraînant avec lui les deux noyaux formés dans la spore (*Exoascus deformans*, *Taphrina Alni-incanae*). Ce tube qui est un filament germinatif est capable aussitôt qu'il rencontre une stomate de s'y enfoncer. En effet, ces deux noyaux du tube une fois pénétré dans le tissu de l'hôte, vont entrer en division comme nous avons indiqué déjà pour les mitoses végétatives, constituant des noyaux végétatifs réduits à une paire, pour chaque cellule mycélienne.

D'après ces observations nous pouvons conclure que ce tube germinatif doit être le point de départ d'un thalle composé d'articles à deux noyaux. Enfin, en quelques mots nous pouvons dire que dans le cycle évolutif des Exoascées on assiste à deux sortes de phases ; une *phase binucléée* et une *phase uninucléée*.

Le passage de l'état binucléé à l'état uninucléé et le passage inverse comportent pour les Exoascées deux sortes de phénomènes :

1^o Le phénomène de la *fécondation*, c'est le moment où par la fusion de deux noyaux dans la cellule ascogène, on passe à l'état uninucléé. Ce stade est représenté par la cellule-mère de l'asque, par l'asque et par les ascospores ; 2^o lors de la germination des spores, par la formation du tube germinatif, on passe dans le stade binucléé qui se retrouve durant toute la période végétative.

Le phénomène du passage de l'état binucléé à l'état uninucléé a été le sujet de multiples observations surtout de la part de biologistes américains qui n'ont pu cependant arriver à une conclusion plus précise.

Brefeld, Pierce, dans leurs observations sur les spores semées dans divers milieux nutritifs, croient, sans donner de détails, que le stade binucléé a son origine dans la copulation de deux spores. Juel, dont les recherches n'ont pas

été dirigées sur ce point, incline vers les données de ces deux auteurs.

Cependant, d'après nos observations, il nous semble plus naturel d'admettre l'origine binucléée par la formation d'un tube germinatif, qui reçoit les deux noyaux formés après la division du noyau de la spore ; quant à la copulation des ascospores nous croyons plutôt que les auteurs ont pris les spores en bourgeonnement pour des spores en fusion.

Enfin, le cytoplasme entraîne avec elle dans le bourgeon et même dans le tube germinatif, les endochromidies qui sont assez nombreuses dans les spores de sorte que celles-ci peuvent être considérées pour l'origine du système vacuolaire lors de la germination.

ACTION DU PARASITE SUR LA PLANTE HOSPITALIÈRE.

Caractères externes. — Les Exoascées envisagées au point de vue de leur mode d'action envers la plante hospitalière, peuvent être divisées en plusieurs catégories, vu les modifications et les caractères externes de la maladie.

Le parasite peut se localiser dans les tissus de la feuille en produisant l'hypertrophie de celle-ci ; lorsque le champignon occupe une petite région de la surface de la feuille, il se produit un simple épaissement, seulement dans cet endroit (*Exoascus Crataegi*) ou une cloque plus ou moins prononcée (*Taphrina aurea*) qui produit la cloque du peuplier, *Taphrina bullata*, la cloque du poirier et *Exoascus deformans*, la cloque du pêcher) ; quand le parasite occupe de longues étendues alors l'attaque étant plus considérable on assiste à la formation de véritables cloques ou boursouflures (cloque du pêcher).

D'autres espèces attaquent l'ovaire de sorte que le fruit est transformé en un sac creux où toute trace du noyau est disparue.

Exoascus Pruni attaque les fruits du prunier produisant la maladie connue sous le nom de la maladie des pochettes ou la lèpre du Prunier ; parfois, le champignon attaque les carpelles des chatons femelles de l'aulne produisant une hypertrophie considérable de ceux-ci (*Taphrina Alni-incanae*) ; enfin, il y en a qui provoquent une réaction toute différente de la plante hospitalière, par la formation des balais de sorcière qui sont des rameaux très ramifiés et caractérisés d'une part, par l'absence des fleurs au printemps et de l'autre, par l'aspect luisant des feuilles et par leur épaissement considérable (*Exoascus Insititiae*).

MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES.

Le parasite se localise généralement dans le parenchyme ou sous la cuticule de l'organe intéressé ; sa présence n'empêche pas au début, les cellules de vivre ; elles conservent leur noyau et peuvent végéter encore un temps plus ou moins long jusqu'à la mort de l'organe.

Dans la plupart des cas, l'action excitante exercée par le thalle sur les parenchymes des organes, stimule l'allongement et le cloisonnement des cellules ; il en résulte une hypertrophie qui se manifeste extérieurement par diverses façons comme nous venons de décrire.

Le cloisonnement des cellules s'effectue généralement suivant le sens tangentiel, parfois celui-ci peut se faire verticalement. A la suite de cette multiplication cellulaire, on arrive à la formation d'un tissu dont, soit l'épiderme, soit la première assise parenchymateuse deviennent parfois génératrice.

Outre ce phénomène on assiste encore à un accroissement de ces cellules ; celles-ci, s'hypertrophient de telle manière, que les méats intercellulaires montrent une diminution de leur volume sinon leur disparition quasi-complète.

A la suite de ces phénomènes on se trouve en face d'un tissu homogène où toute trace de tissu palissadique et du mésophylle est disparue.

Par ces deux phénomènes la plante cherche donc à se protéger non seulement contre le parasite, mais aussi, contre l'excès de transpiration résultant de la destruction progressive de la cuticule due à l'envahissement du parasite.

En effet, par le nouveau tissu qui se forme et qui représente un liège de défense et par l'effacement des méats intercellulaires, la cuticule, qui est la modératrice de la transpiration, se trouve donc fonctionnellement remplacée dans son rôle de dégagement de l'eau, de sorte que les cellules plus profondes peuvent conserver assez de vitalité pour poursuivre leur évolution. En même temps la plante manifeste une tendance très prononcée à épaissir ses membranes.

En réalité, tous ces phénomènes ne représentent qu'une conséquence indirecte du parasitisme ; c'est une réaction opposée par les tissus de l'organe affecté, à l'envahissement par le thalle du parasite. L'action du parasite se manifeste surtout indirectement sur les éléments cellulaires.

Noyau. — Bien que la structure du noyau subit des modifications assez intéressantes, néanmoins, il y a lieu de croire qu'il est l'élément de la cellule qui résiste le plus à l'action parasitaire.

Pour pouvoir se rendre compte de toutes ces modifications, rappelons tout d'abord la structure normale du noyau.

Dans les cellules saines, les noyaux ont ordinairement un nucléoplasme plus ou moins dense et homogène entouré d'une membrane nucléaire à contour très régulier. Au centre de celui-ci se trouve un ou deux nucléoles très chromatiques.

La forme du noyau est presque toujours sphérique, parfois elle est elliptique ou même fusiforme (dans les cellules libériennes le noyau est ordinairement fusiforme). Lorsqu'on compare ces noyaux à ceux des cellules contaminées, on constate tout d'abord une accumulation considérable de

substance chromatique suivie d'une augmentation du volume de ceux-ci. Le nombre des nucléoles augmente également, tandis que le nucléoplasme montre un nombre très élevé des granulations chromatiques de grosseurs différentes. Nous avons rencontré parfois des stades assez curieux relatives aux nucléoles ; ceux-ci un peu allongés, semblent être liés entre eux par un mince filet chromatique. Notons, en passant que les nucléoles sont souvent entourés d'une zone claire.

En dehors de l'hypertrophie du noyau on constate que celui-ci se déforme et finit par perdre son contour qui devient très irrégulier ; la forme du noyau change aussi, il devient lobé ou anguleux, allongé et souvent même il prend la forme d'un croissant.

Des déformations pareilles ont été déjà signalées dans les cellules végétales sous l'action parasitaire des champignons ou des bactéries par divers auteurs. Récemment, dans le beau mémoire de M. Dangeard sur *les Tubercules radicaux des Légumineuses*, l'auteur expose des résultats très intéressants et extrêmement curieux touchant les modifications des éléments cellulaires en général et en particulier, de l'élément nucléaire, dans les cellules envahies par les bactéries.

En résumé donc sous l'action parasitaire il se produit dans le noyau une accumulation considérable de substance chromatique. On se demande si cette substance ne sert pas à assurer la formation des chromosomes pendant les divisions nucléaires qui précèdent le cloisonnement des cellules, car aussitôt les divisions achevées, les noyaux, en repos, perdent peu à peu leur chromatine et leurs nucléoles se réduisent progressivement.

Nous avons suivi l'évolution nucléaire pendant le cloisonnement cellulaire et nous avons constaté que la division du noyau se fait ordinairement par karyokinèse ; néanmoins, il y a des cas où celle-ci peut s'effectuer par une division directe. Il se produit en ce cas un simple étirement du noyau

parfois très prononcé. Le noyau s'étrangle dans son centre jusqu'à ce que deux noyaux se forment. Parfois, ceux-ci restent encore quelque temps reliés par une traînée de leur nucléoplasme. Nous avons souvent rencontré des cellules à deux noyaux.

Ces divisions directes ont été bien constatées dans les cellules affectées, tandis que les mêmes cellules (épidermiques ou parenchymateuses) dans un tissu d'une jeune feuille saine en voie d'accroissement, montrent leurs noyaux en division mitotique.

La division directe que nous venons de décrire a été rencontrée dans la feuille du Pêcher parasitée par l'*Exoascus deformans*.

Dans tous les cas, de karyokinèse la marche de la division n'offre rien de particulier à signaler.

Il arrive souvent des cas, où le noyau est déformé par la pression exercée d'une vacuole qui se forme et qui pousse le noyau vers la périphérie, de sorte que celui-ci devient allongé, fusiforme. Parfois, le noyau est complètement caché par la vacuole ou quand il y a formation de deux vacuoles il est pressé entre celle-ci.

Enfin, dans bien des cas, la pression exercée sur le noyau est due à une grosse masse des grains d'amidon qui s'amasent autour du noyau pour l'envelopper plus ou moins complètement.

Vacuome. — En ce qui concerne l'étude du vacuome, nous avons prêté une grande importance, aux observations faites sur le vivant par l'emploi des divers colorants vitaux.

Nous avons préféré comme colorants vitaux le rouge neutre et le bleu de crésyl qui nous ont donné des résultats excellents.

On sait, d'après les intéressantes observations de M. Dangard que les substances renfermées dans les vacuoles possèdent un pouvoir électif vis-à-vis des divers colorants vitaux. Ces substances, qui se trouvent en solution colloïdale

dans le suc vacuolaire, peuvent se précipiter sous l'action de ces colorants vitaux ou même des fixateurs, en corpuscules métachromatiques ou *endochromidies*.

Les endochromidies présentent des formes et des tailles variées ; ordinairement, leur forme est arrondie ; parfois, plusieurs endochromidies sphériques se réunissent en une rosette et si la fusion est très avancée alors il se forme une grosse endochromidie. Les endochromidies prennent généralement avec l'hématoxyline, une belle couleur noire dans les préparations fixées au Laguesse.

Leur taille varie aussi ; parfois, les endochromidies sont si petites qu'on peut facilement les confondre avec les cytosomes, mais, ordinairement leur taille est plus ou moins grosse.

Dans les cellules parenchymateuses, la substance colloïdale de chromatine ou *chromidium* se montre souvent non précipitée ; il remplit la vacuole d'un contenu homogène d'une teinte variant entre jaune clair, orangé jusqu'au brun très foncé parfois.

Il peut précipiter parfois en une sorte de réseau dont les mailles plus ou moins larges montrent souvent une coloration verdâtre ; tel est le cas dans les cellules épidermiques du peuplier, parasitées par *Taphrina aurea*. Enfin, souvent le chromidium précipite en cordons plus ou moins longs et assez larges ; parfois ce cordon donne lieu à une sorte de ramification (cellules qui entourent les faisceaux vasculaires dans le carpelle de l'aulne déformé par *Taphrina Alni-incanae*).

Les vacuoles peuvent contenir du tannin dont la formation est parfois exagérée sous l'influence du parasite. Le tannin reste ordinairement homogène conservant sa teinte jaunâtre. Le bichromate de K à 3 % nous a donné des bons résultats comme réactifs post-vital pour l'étude de ces vacuoles à tannin, la localisation de celui-ci dans les cellules et dans le tissu.

Il est intéressant de noter que l'élaboration du tannin est

abondante surtout dans les cellules épidermiques, lesquelles se transforment en véritables sacs à tannin.

Il y a, en outre, encore un fait qui mérite d'être signalé ; c'est la formation d'anthocyane due à un pigment anthocyanique qui se forme souvent dans les cellules tannifères.

Dans des coupes faites à la main et montées directement dans l'eau, les cellules épidermiques, en général, et même les cellules parenchymateuses qui contiennent le pigment anthocyanique, montrent leurs vacuoles colorées d'une belle teinte rosée plus ou moins foncée.

La formation d'anthocyane provoque le rougissement des organes attaqués par les divers parasites (la feuille cloquée, les carpelles et les écailles de l'Aulne, les fruits du Prunier, etc.).

Plastidome. — Le plastidome, dans les organes indemnes, est toujours représenté par des chloroplastes très chromatiques qui tapissent les parois des cellules palissadiques et des cellules du mésophylle.

Lorsqu'on examine une région affectée on constate dans la plupart des cas, que les plastes sous l'action parasitaire, entrent progressivement en transformation ; les chloroplastes se transforment d'abord en amyloplastes qui se divisent ensuite en grains d'amidon.

Il est très facile de constater cette transformation sur une même préparation ; dans les cellules qui sont les plus éloignées du parasite, les chloroplastes conservent leur coloration noire par l'hématoxyline. Au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'endroit affecté, on constate que le parasite bien qu'il soit loin parfois, exerce son action même à distance. En effet, la formation d'amidon débute dans les chloroplastes par une ou plusieurs sphérules incolores qui apparaissent à l'intérieur du plaste ; peu à peu les sphérules gagnent tout le plaste jusqu'à ce qu'il soit réduit à un faible substratum chromatique à la périphérie. A ce moment le chloroplaste est complètement transformé en amyloplaste ;

finally, le reste du substratum ne tardera pas à disparaître et les sphérules amylacées se trouveront bientôt dissociées en une masse abondante de grains d'amidon.

Il arrive parfois que le plaste ne présente qu'une seule sphérule incolore dans son sein, de sorte que, celui-ci envahissant tout le chloroplaste va former à la fin un simple grain volumineux.

La localisation des grains d'amidon n'est pas stable dans la cellule, car ceux-ci, peuvent être disposés soit dans la couche pariétale, soit et c'est le cas le plus fréquent, former des amas amylacés qui remplissent presque toute la cavité cellulaire autour du noyau en le cachant totalement ou en partie.

L'amidon a été bien mis en évidence par la coloration bleuâtre qu'il prend avec la solution iodée.

Les grains d'amidon, à un moment donné, disparaissent sans que nous ayons pu nous rendre compte de cette disparition qui est due très probablement à une digestion par le parasite.

Il est très difficile de se prononcer sur l'utilisation de cette substance par le champignon pour sa nutrition.

La transformation des plastes sous l'action parasitaire n'est pas un fait général car ils se présentent des cas où la structure du chloroplaste est complètement respectée. On constate seulement dans ces cas, que, par la suite des multiplications cellulaires, les plastes qui ne suivent pas cette multiplication, se trouvent en un nombre très réduit. Cependant, ils se montrent beaucoup moins colorables que dans les cellules indemnes ; ils perdent donc leur propriété de colorabilité et en même temps leur contour devient plus ou moins régulier. Il est intéressant de noter que ces plastes ne conservent plus, dans les cellules affectées, leur position normale dans la couche pariétale. Au contraire, ces plastes se trouvent groupés soit au milieu de la cellule, soit d'un côté, autour du

noyau, montrant ainsi une sorte d'analogie avec les grains d'amidon qui entourent le noyau.

Cytome. — Le cytome est normalement représenté par des cytosomes sphériques localisés dans le cytoplasme autour des plastes dans les cellules parenchymateuses et sur les réseaux cytoplasmiques et dans la couche pariétale dans les cellules épidermiques.

Plus rarement, ils semblent distribués autour des vacuoles. Les cytosomes subissent sous l'action parasitaire des altérations assez profondes ; parfois, ils se gonflent en prenant l'aspect de vésicules plus ou moins grosses ; le plus souvent, les cytosomes se transforment en bâtonnets plus ou moins courts et parfois même très allongés.

En même temps que leur forme normale change d'aspect, leur disposition dans la cellule en fait autant ; ceux-ci, progressent de la périphérie au centre de la cellule dans une masse de cytoplasme plus ou moins contractée.

Quelquefois les cytosomes sont groupés par trois ou quatre l'un à côté de l'autre en formant une sorte de chaînette. Enfin, il se présente des cas où les cytosomes bien qu'ils conservent leur forme normale, se trouvent diminués en quantité numérique et en même temps ils perdent leur réfringence sur le vivant et dans les préparations fixées ils sont très peu colorés ; parfois on les distingue à peine.

Bien que leur forme change et que leur propriété de colorabilité diminue, les cytosomes persistent dans les cellules tant que celles-ci restent vivantes.

A la fin, quand l'attaque est très avancée, alors que le cytoplasme est réduit à quelques trabécules, les cytosomes se montrent comme de petits corps insignifiants sur ces trabécules.

Graisses. — Outre les cytosomes, le cytoplasme peut renfermer dans certains cas (feuille du peuplier parasitée par *Taphrina aurea*) de petites boules plus ou moins grosses qui ne sont que des globules graisseux ; ceux-ci naissent au

sein du cytoplasme et souvent leur taille presque égale à celle des cytosomes nous a fait confondre ces deux éléments.

Généralement, ces corps gras se trouvent dispersés dans tout le cytoplasme, parfois, on les voit mélangés aux cytosomes autour des plastes ou même au-dessus de sorte que ceux-ci donnent l'aspect de se trouver inclus.

Le plus souvent, les gouttelettes de graisse se fusionnent en sphérules plus ou moins grosses.

Les corps gras sont caractérisés par la propriété de réduire l'acide osmique en prenant une couleur brunâtre avec celui-ci et par l'affinité spéciale pour le bleu d'indophénol ; en un examen vital, ces deux réactifs, également employés, ont donné des résultats équivalents.

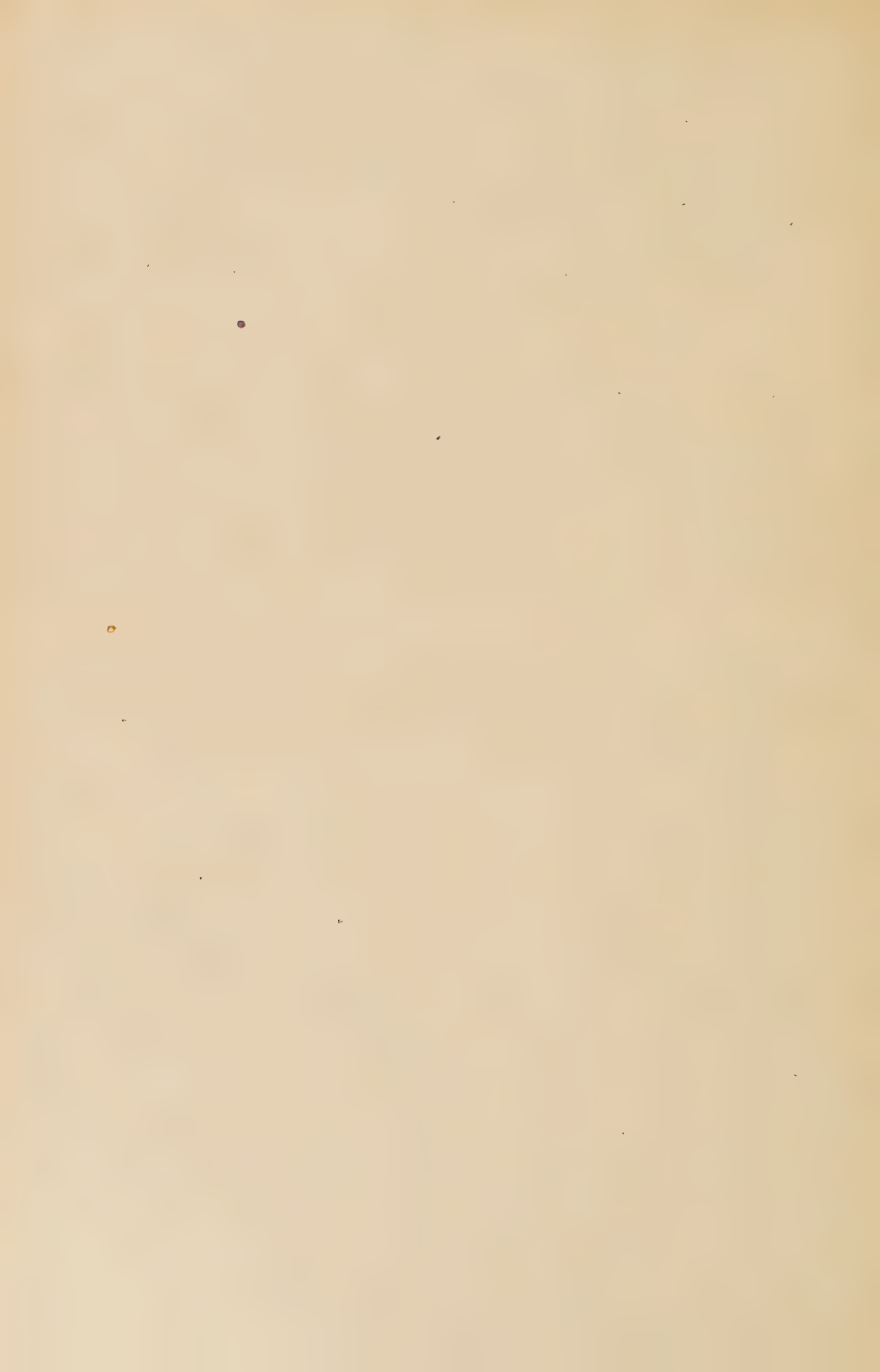
Avec l'hématoxyline ces corps prennent une belle couleur noire dans les préparations fixées au Laguesse. Le Regaud ne les a pas mis en évidence.

La présence du parasite provoque une excitation qui se traduit par une formation abondante des graisses qui s'accumulent au voisinage du champignon. En effet, le parasite agit même à distance de sorte que même dans les cellules éloignées de la région affectée, son action se fait ressentir de façon à soumettre leur cytoplasme à une élaboration de substance grasseuse.

Les graisses émigrent de cellule en cellule pour s'agglomérer dans les cellules les plus proches du champignon. Les cellules épidermiques montrent des globules graisseux qui se fusionnent en très gros globules qui se trouvent dans le cytoplasme entourant souvent les vacuoles. Ces globules subissent progressivement une fragmentation en éléments tout petits qui se rendent dans la couche de cytoplasme pariétale, au voisinage de la membrane du mycélium pour être finalement absorbés par celui-ci. On constate donc, sous l'action parasitaire, une formation abondante des graisses dans le cytoplasme, une accumulation de celles-ci dans les

cellules les plus intéressées et une réduction de ces éléments en granules plus ou moins fins.

Les gouttelettes graisseuses sont certainement des produits de nutrition à forme transitoire, produits utilisés par le champignon pour sa nourriture.



CONCLUSIONS

Nous exposerons brièvement les conclusions qu'on peut tirer sur les affinités des Exoascées ; nous n'avons pas la prétention de désigner la place exacte dans la systématique. Néanmoins, nous pensons tirer parti des connaissances que nous venons d'acquérir sur les phénomènes nucléaires qui se produisent dans cette famille. Nos observations pourraient être utiles aux mycologues désireux de trouver exactement le rang que les Exoascées doivent occuper dans la classification. A ce sujet, nous souhaitons à ces chercheurs de tirer un parti satisfaisant de nos documents.

En 1912, Juel, dans un beau mémoire sur les Hémiascées tend à rapprocher les Exoascées des *Taphridium* que l'auteur rapproche du genre *Protomyces*, dans la famille des Protomycétacées.

Les faits décrits dans ce mémoire inclinent à regarder ce *Taphridium* systématiquement apparenté aux Exoascées.

Les *Taphridium* comme les *Protomyces* sont caractérisés par la formation des sporanges formés à l'intérieur du tissu de l'hôte, par la dilatation du filament mycélien à son extrémité, ou çà et là, sur son trajet. Les filaments mycéliens de ces champignons sont plurinucléés. Le cytoplasme de ceux-ci se condense avec les noyaux dans les régions renflées pour constituer le jeune sporange qui se sépare par des cloisons du reste du filament.

Les noyaux en grand nombre à l'intérieur de ce sporange continuent à se multiplier de sorte que leur nombre augmente. La division de ces noyaux se fait par mitose qui a été mise

en évidence par Juel, dans les *Taphridium*. Elle se fait par karyokinèse et les figures mitotiques sont assez nettes.

Au moment de la germination le protoplasme se concentre autour de chacun de ces noyaux de sorte qu'un grand nombre des spores vont se former dès le début.

En résumé, donc, les noyaux des spores chez *Taphridium* proviennent directement du thalle sans qu'une fusion soit à leur base.

Juel croit, sans avoir vu, que les noyaux dans le sporange, plus gros que ceux du mycélium, proviennent d'une fécondation des noyaux végétatifs.

Rapportant ces faits à nos observations, nous croyons que cette assimilation n'est pas tout à fait exacte et que l'organe reproducteur d'Exoascées, malgré quelques caractères inférieurs, présente bien la valeur d'un véritable asque.

En effet, on constate que chez les Exoascées, les cellules qui composent les filaments mycéliens possèdent généralement deux noyaux qui ont la valeur de deux gamètes non séparés par une cloison. Ces deux gamètes, à un moment donné, vont se fusionner et la fusion a le caractère d'une véritable fécondation.

Aussitôt la fécondation opérée, l'oospore est formée. Au moment de la germination elle donne naissance à une papille qui représente l'asque. Donc, chez les Exoascées le noyau qui va fournir les embryons des spores proviennent de la fusion de deux noyaux, fusion dite « dangeardienne » et qui existe toujours à l'origine de l'asque et de la baside.

L'asque renferme à son milieu un noyau qui se trouve doublé par la fécondation. Ce noyau, par trois bipartitions successives forme les noyaux des huit ascospores.

Dans la plupart des espèces, l'asque se sépare de l'oospore par une membrane dite basilaire. La présence de celle-ci montre un caractère d'infériorité car elle ne se trouve pas dans les Ascomycètes supérieurs. Néanmoins, elle peut

manquer dans certaines espèces ou dans la même espèce elle peut exister ou non. La présence ou l'absence de celle-ci n'a pas, donc, une grande importance.

Un autre caractère qui montre une organisation inférieure de ces êtres, c'est le bourgeonnement des spores. En effet, les huit spores germent par production de spores secondaires qui, elles-mêmes bourgeonnent à leur tour de sorte que ce développement rappelle celui d'une levure. Cependant, chez les levures, le noyau se divise pendant le bourgeonnement par amitose représentée par l'allongement du noyau suivi d'un étranglement ; tandis que chez les Exoascées les spores montrent leur noyau se divisant par karyokinèse. En même temps que la mitose s'effectue, la spore pousse un bourgeon qui reçoit un noyau de la spore-mère. Chaque spore possède donc un noyau. Les spores sont capables d'émettre un filament germinatif dans le milieu nutritif ou même simplement dans l'eau.

Ayant donc, en considération, la diversité des caractères plus ou moins évolués des espèces qui constituent la famille d'Exoascées, on conclut que celle-ci a tous les caractères d'un Ascomycète d'une organisation plus ou moins inférieure et que leur place ne convient pas à celle que Juel leur attribue. Ce n'est pas là que nous placerons les Exoascées.

Ne serait-il pas plus logique de rapprocher ces champignons plutôt des Sacharomycètes, ainsi que M. Dangeard et d'autres auteurs l'ont admis.

BIBLIOGRAPHIE

- ATKINSON (G. F.). — Leaf Curl and Plum Pockets (Cornell. Univ.) (*Agl. Exp. Sta. Bull.*, 73 : 319-355 pl., 1-20, 1894).
- Phylogeny and Relationship in the Ascomycetes.
- BARY (A. DE). — *Exoascus Pruni* (*Beitrg. zur Morphologie und Physiologie der Pilze*, I, Band, p. 46-47, 1864).
- Ueber die Krebsund die Hexenbesen der Weisstanne (*Bot. Zgt.*, 1867).
- Morphologie und biologie der Pilze, 1884.
- Morphologie und physiologie der Pilze, 1886.
- Fruchtenentwicklung des Ascomyceten.
- Recherches sur le développement de quelques champignons parasites (*Ann. Sc. nat.*, 4^e sér., vol. XX).
- BAUVERIE (J.). — La résistance plastidaire et mitochondriale (*Rev. d'Auvergne*, 1921).
- BOUDIER (EM.). — *Icones mycologicae*. Paris, 1904-1909.
- BREFELD. — Entwicklungsgeschichte der Basidiomycètes.
- Notes sur le développement des champignons.
- Zur Naturgeschichte der *Taphrina aurea* Hedw., 1875, n^o 7, Heft IX.
- Neue Culturmethoden zur Untersuchungen der Pilze (*Sitz. der Gesel. nat. Freunde*. Berlin, 1875).
- Die Hemiascii und die Ascomyceten (*Unters. Ges. Geb. d. Myk.*, 1891).
- BUTLER (E. J.). — *Fungi and disease in plants*, 1918.
- CAMPBELL (W. C.). — Note on an « *Exoascus* » disease on *Prunus amygdalus* var. *amara*. Trans. and proc. of the Bot. Soc. of Edinburgh (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1925, p. 1150).
- CLAUSEN. — Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten, 1905 (*Bot. Zeit.*, 63 : 1-28, pl. 1-3).
- COHN (F.). — *Kryptogamen Flora von Schlesien*, 1889.
- COMES. — *Le Crittogame Parasite*, 1882.
- COOK (M. T.) ET TAUBENHAUS (Y. J.). — Relation of parasitic fungi to the contents of the cells of the host plant Toxicity of tannin (*Del. Agric. Exp. Sta. Bull.*, 91, p. I 77, 1911).
- CORNU (M.). — Etude de la fécondation dans la classe des champignons (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, juin 1875).
- Reproduction des Ascomycètes (*Annales des Sciences naturelles*, 6^e série, t. III, 1876).
- DANGEARD (P.-A.). — La reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, 4^e série, 1894-1895).
- Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes (*Le Botaniste*, 1894-1895).

- DANGEARD (P.-A.). — Considérations sur les phénomènes de reproduction chez les Phycomycètes (*Le Botaniste*, 4^e série, 1894-1895).
- Recherches histologiques sur les Urédinées (*Le Botaniste*, 5^e série, 1896-1897).
- Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, 5^e série, 1896-1897).
- Recherches sur la reproduction sexuelle des champignons (*Le Botaniste*, 3^e série, 1892).
- La structure des levures et leur développement (*Le Botaniste*, 3^e série, 1892).
- Théorie de la sexualité (*Le Botaniste*, 6^e série, 1899).
- Etude sur la structure de la cellule (*Le Botaniste*, 8^e série, 1902).
- Nouvelles considérations sur la reproduction sexuelle des champignons supérieurs (*Le Botaniste*, 9^e série).
- Les ancêtres des champignons supérieurs (*Le Botaniste*, 9^e série).
- L'origine du périthèce chez les Ascomycètes (*Le Botaniste*, 10^e série, 1907).
- Les tubercules radicaux des Légumineuses (*Le Botaniste*, 16^e série, 1926).
- Note sur les corpuscules métachromatiques des levures (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, t. XXXII, fasc. 1 et 2, 1916).
- Sur la nature du chondriome et son rôle dans la cellule (*Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, t. 166, p. 439, 1918).
- Vacuome, plastidome et sphérome dans *Selaginella Krausiana* (*Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 1920).
- La structure de la cellule végétale dans ses rapports avec la théorie du chondriome (*Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 1921).
- Sur la nature du sphérome dans la cellule végétale (*Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 1921).
- DANGEARD (P.-A.). — La structure des Vaucherias dans ses rapports avec la terminologie nouvelle des éléments cellulaires. Extrait du volume jubilaire V. Grégoire, *La Cellule*, vol. XXXV, mémoire déposé le 22 juillet 1924).
- DANGEARD (PIERRE). — Sur la métachromatine et les composés tanniques des vacuoles (*Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, t. 171, 22 nov. 1920, p. 1016).
- Recherches de Biologie cellulaire (évolution du système vacuolaire chez les végétaux) (*Le Botaniste*, 1923, thèse).
- DELACROIX ET MAUBLANC. — Maladies parasitaires des plantes cultivées, 1916.
- DUCOMET (VITAL). — Recherches sur le développement de quelques champignons parasites à thalle subcuticulaire (Thèse 1907).
- DUGGAR (B. M.). — Fungous diseases of plants (*Peach leaf Curl. Cornell Agl. Exp. St. Bull.*, 1899).
- EFTIMIU PANCA (M^{le}). — Sur l'*Exoascus deformans* (Berk) Fuck. (*Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 7 décembre 1925).
- L'évolution nucléaire chez les *Exoascées* (*Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 22 février 1926).
- ENGLER ET PRANTL. — Die Natürlichen pflanzenfamilien, 1894.
- ERRERA. — L'épipleme des Ascomycètes (Bruxelles, 1882).
- FERRARIS (T.). — I parassiti vegetali.

- FISCH (C.). — Ueber Exoascus Aceris Linhart (*Bot. Centr.*, 1885, p. 126, XXII).
- Ueber die Pilzgattung Ascomyces (*Bot. Zgt.*, XVIII, 1885, p. 33).
- FRANK (A. B.). — Die Pilz parasitären Krankheiten der Pflanze (Breslau, 1896).
- FREEMAN (E. M.). — Minnesota Plant diseases.
- FUCKEL. — Symbolae mycologicae (*Zweiter Nachtreig*).
- FUCKEL ET CRAMER. — Nach einer Notiz Gehler (*Bot. Zeigt.*, 1874, p. 324).
- GAUMANN (E.). — Vergleichende Morphologie der Pilze.
- GIESENHAGEN (K. VON). — Ueber Hexenbesen an tropischen Farnen (*Flora*, 1892).
- Die Entwicklung der Parasitischen Exoasceen (*Flora*, 1881-1895).
- Ueber einige Pilzgallen an Farnen (*Flora*, 1886-1889).
- Taphrina, Exoascus und Magnusiella (*Bot. Zgt.*, 1901, p. 115).
- GUILLERMOND (A.). — Recherches cytologiques sur les levures (Thèse, 1902).
- Contributions à l'étude de l'épiplasme des Ascomycètes (*Ann. Myc.*, 1903).
- Nouvelles recherches sur l'épiplasme des Ascomycètes, (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences 30 nov. 1903).
- Contributions à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasme des Ascomycètes (*Rev. gén. de Bot.*, 1904).
- Recherches sur la Karyokinèse chez les Ascomycètes (*Rev. gén. de Bot.*, 1904).
- Remarques sur la cytologie des Ascomycètes (Comptes Rendus de la Société de Biologie, 23 juillet 1904).
- Sur le nombre des chromosomes chez les ascomycètes (Comptes Rendus de la Société de Biologie, février 1905).
- A propos de l'origine des levures (*Ann. Myc.*, vol. V, n° 1, 1907).
- Remarques sur l'évolution nucléaire et les mitoses de l'asque chez les Ascomycètes (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, août 1909).
- Sur les mitochondries des cellules végétales (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, juillet 1911).
- Recherches sur le mode de formation de l'amidon sur les plastes des végétaux (leuco, chloro et chromoplastes). Contribution à l'étude des mitochondries chez les végétaux (*Arch. d'Anat. micr.*, t. XIV, fasc. III).
- Sur la métachromatine et les composés phénoliques de la cellule végétale (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. CLXVI, 10 juin 1918, p. 958).
- Les constituants morphologiques du cytoplasme d'après les recherches récentes de cytologie végétale (*Bull. scient. Fr. et Belg.*, t. LIV, 1921, p. 466-512).
- Sur les éléments figurés du cytoplasme chez les végétaux : chondriome, appareil vacuolaire et granulations lipoides (*Arch. Biol.*, t. XXXI 1921, p. 82).
- Sur la dégénérescence grasseuse (*Rev. gén. de Bot.*, t. XXXI, 1919).
- GUTTENBERG (H. R. VON). — Beiträge zur Physiologischen Anatomie der Pilzgallen (Leipzig, 1905).
- HARPER. — Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung und Sporenbildung im Ascus (*Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, p. 67, 1896).

- HARPER. — Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einer As, comceten (*Jahrb. f. Bot.*, 1896).
- Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus, 1897.
 - Cell division in Sporangia and Asci (*Ann. of Botany*, VIII, p. 467, 1899).
- HARSHERGER. — Text-Book of Mycology and plant pathology.
- HARTIG. — Traité des maladies des arbres, 1891.
- Maladies des arbres forestiers, 1874.
- HARTMANN. — Anatomische vergl. d. Hexenbesen der Weissstanne mit den normalen Sprossen derselben (Inaug. Dies. Univ. Freiburg. Baden, 1892).
- HERTER. — Die Sexualität der Pilze.
- HOFFMANN. — Untersuchungen über die Keimung der Pilz sporen (*Jahrb. Prings*).
- IKENO (S.). — Studien über die sporenbildung bei Taphrina Iohansonis Sud, (Flora, 88, 1901).
- Die Sporenbildung bei Taphrina Arten (Flora, 92, 1903).
- IOHANSON (C. J.). — Die Pilzgattung Taphrina und deren schwedische Arten (*Bot. Centrbb.*, 1887).
- Studien über die Pilzgattung Taphrina (*Bot. Centr.*, 1888).
- ISTVANOFFI (G. VON). — Ueber die Rolle der Zellkerne bei der Entwicklung der Pilze (*Berr. der. Deutsch. Bot. Gesel.*, XIII, 1895).
- JOUNG (PAUL A.). — Red plum curl Caused by Exoascus myrabilis Atk (*Phytopat.* 14 : 126, 1924).
- JUEL (H. O.). — Beiträge zur Kenntnis der Sattungen Taphrina und Exobasidium Swensk. (*Bot. Tidskr.*, p. 353-372, 1912).
- Cytologische Pilzetudien, zur Kenntnis einiger Hemiasceen (Nova Acta Regial. Soc. Scient. Upsal, 4^e série, vol. V, n° 5, 1921).
- KHARBUSH (SAID). — Recherches cytologiques sur la Résistance des Céréales (Blés) à la Rouille jaune (*Puccinia glumarum*), 1926.
- KLEBAHN (H.). — Infection versuche mit Taphrina Tosquinetti (*Ber. Deutsch. Ges.*, 41 : 108-113, 1923).
- KUSTOMITOPULOS. — Beitrag. Kenntnis Exoascus Kirschb. Sitz. d. phys. med. sec. Erl., 1882.
- LAGUESSE (E.). — Méthode de coloration vitale des chondriosomes par le vert janus (Comptes Rendus de la Société de Biologie, 1912).
- LARBAUD (M^{lle}). — Nouvelle technique pour les inclusions et les préparations microscopiques des tissus végétaux et animaux (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, mai 1921).
- LOTZI (J. P.). — Die $\times$ generation und die 2 $\times$ generation (*Biol. Centrbl.*, t. XXV, 1905).
- Vorträge über Botanische Stammesgeschichte (Iena, 1907).
 - Progressus rei Botanicae.
- MAIRE (RENÉ). — Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes, (*Bull. Soc. Myc. de France*, XVIII. Thèse, 1902).
- La formation des asques chez les Pezizes et l'évolution nucléaire des Ascomycètes (Comptes Rendus de la Société de Biologie, 1903).
 - Remarques sur la cytologie de quelques Ascomycètes (Comptes Rendus de la Société de Biologie, LXV, janvier 1904).
 - Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes (*Ann. Myc.*, vol. III, n° 2, 1905).

- La mitose hétérotypique chez les Ascomycètes (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 1905).
- MANGENOT (G.). — Sur les formations graisseuses des Vauchéria (Comptes Rendus de la Société de Biologie, 21 juin 1922).
- Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Algues (Thèse, 1922).
- MANGIN (L.). — Sur la constitution de la membrane des végétaux.
- MARTIN (ELLA-MAY). — Cultural and morphological studies of some species of Taphrina (*Phytopath.*, febr. 1925, vol. XV, n° 2).
- MARSHALL (WARD). — Diseases of Plants.
- MASSALONGO (C.). — Ueber eine neue Species von Taphrina (*Bot. Centrbl.*, XXXIV, 1888).
- MIX (A. J.). — Biological and Cultural Studies of *Exoascus deformans* (*Phytopath.*, 14 : 217-233, 1924).
- Biological and cultural Studies of *Exoascus mirabilis* (*Phytopath.*, April 1925, n° 4, vol. XV).
- MOREAU (FERNAND). — Recherches sur la reproduction des Mucorinées et quelques autres Thallophytes (Thèse, 1913).
- MOREAU (M^{me}). — Le centrosome chez les Urédinées (*Rev. Myc.*, 1913).
- Le chondriome des Urédinées (Comptes Rendus de la Société de Mycologie, 1914).
- Les phénomènes de la sexualité chez les Urédinées (Thèse, 1914).
- NICOLLE (M.) ET MAGROU. — Les maladies parasitaires des plantes.
- NICHOLS. — The nature and origin of the binucleate cells in sine Basidiomycètes (Trans. of Wisconsin Akad. of Science, 1904).
- OVERHOLTS (L. O.). — Mycological Notes (or 1924) (*Mycologia*, XVIII, 1926).
- PATTERSON. — A Study of North. Am. Parasitic Exoasceae (*Lab. Nat. Hist. Univ. of Iowa Bull.*, 3 : 89-135, pl. 1-4, 1895).
- PIERCE (N. B.). — Peach Leaf Curl. (*Its. Naturae and Treatment. Div. vég. Pat. and Phys. U. S. Dept. Agl. Bull.*, 20 : 1-204, pl. 1-30, 1900).
- POIRAULT ET RACIBORSKY. — Sur les noyaux des Urédinées (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 5 août 1995).
- POPTA (M. C.). — Beitrag zur Kenntnis der Hemiasci (Flora, 1889, p. 34).
- PRILLIEUX. — Sur la cloque du Pêcher (Soc. Bot. de France, 1872, p. 227, t. XIX).
- Hypertrophie et multiplication des noyaux dans les cellules hypertrophées des plantes (Comptes Rendus, I, 92, 147).
- Maladies des plantes agricoles et des arbres fruitiers et forestiers causées par des parasites végétaux, 1895).
- RATHAY. — Ueber die von Exoascusarten hervorgeruffen (Degenerat. einig Amygdal Sitz, d. Stk. Wien, 1878).
- REGAUD. — Attributions aux formations mitochondriales de la fonction générale d'extraction et de fixation élective exercée par les cellules vivantes sur les substances dissoutes dans le milieu ambiant (Comptes-Rendus de la Société de Biologie, 1909).
- ROBINSON (B. L.). — Notes on the genus Taphrina Tosquinetti (*Ann. Bot.*, 1-163-176, 1887).
- ROSEN. — Beiträge z. Kenntnis d. Pflanzenzellen (*Bert. z. Biol. der Pflanz.*, t. VI, 237, 1892).

- ROSTRUP (E.). — Fungi Groenlandiae Kopenhagen, 1888.
 — Plante pathology, 1902.
- RUHLAND. — Zur Kenntnis d. intracellularen Karyogamie bei den Basidiomyceten (*Bot. Zgt.*, 1901).
- SACCARDO. — Sylloge fungorum omnium huc usque cognitorum (Padova).
- SADEBECK (R.). — Untersuchungen über die Pilz gattung *Exoascus* (Hamburg, 1884).
 — Einige neue Beobachtungen und Kritische Bemerkungen über die *Exoascee*, 1895 (*Ber. d. Deutsch. bot. Gesel.*).
 — Die Parasitischen *Exoasceen*, 1893.
- SAPPIN-TROUFFY. — Note sur la place du *Protomyces macrosporus* Unger dans la classification (*Le Botaniste*, 5^e série, 1896).
 — Sur la signification de la fécondation chez les *Urédinées* (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 10 février 1896).
 — Recherches histologiques sur la famille des *Urédinées* (*Le Botaniste*, 5^e série, 1896-1897).
- SCHROETER. — Die Pilze Schlesien (Cohn. flora von Schlesien. Breslau, 1889-1893).
- SELLY (A. D.). — Variation in the Amounth of Leaf. Curl. of the Peach (*Exoascus deformans*) in the Light of Wealther (*Cond. Proc. Ass. Prom. Agl. Sc. Ann. Meeting*, 20 : 98-104, 1899).
- SIRODOT. — Maladies des arbres fruitiers.
- SMITH (W.). — Yeast Fungi and the Ascomycetes.
 — Ricerche Morphi-anatomische sulle deformazioni prodotte dale *Exoascee* nei gemogli e nelle foglie (*Rivista di Patologie vegetale*, vol. III, 1894, mars-juin).
- SMITZ. — Untersuchungen über die Zellkeme der Thallophyten (*Sitz. berr Gesel. in Bonn.*, 1879).
- SNETZLER. — Notice sur le champignon qui produit la déformation des pruneaux (*Bull. de Soc. Vaudoise des Sc. nat.*, p. 506).
- SORAUER. — Hand buch der Pflanzenkrankheiten.
- SOROKINE (N.). — Quelques mots sur l'*Ascomyces polyporus*.
- STACKMAN (E. C.) ET TOLAAS (A. G.). — The control of brown rot of plums and plum pocket (*Minnesota Hort.*, 46, May 1918).
- STEWENS (F. L.). — The Fungi wich Cause Plant disease, 1913.
- THIEGHEM (VAN). — Nouvelles observations sur le développement du fruit et sur la prétendue sexualité des Basidiomycètes et Ascomycètes (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1876).
- TUBEUF (VON). — Pflanzenkrankheiten durch Kryptogame Parasitenverursacht (Berlin, 1895).
- TULASNE (L. R.). — Super Friesiano *Taphrinarum* genere (*Ann. d. Sc. Nat.*, 5^e série, 122-136, 1886).
- WACKKER. — Untersuchung. ueb. d. Einfluss parasitischer Pilze auf ihre Nähr. planzen. (*In. Prings. Jahrb. f. Bot.* Band 24, 1892).
- WAGEB. — On the presence of centrospheres in Fungi (*Ann. of Bot.*, t. VIII, 1894).
 — The sexuality of the Fungi (*Ann. of Bot.*, XIV, 1899).
- ZIMMERMANN. — Die Botanische mikrotechnie (Tubingen, 1892).
 — Die morphologie und Phrysiologie des pflanzlichen Zellkernes (Iéna, 1896).

ZWEIBAUM (J.). — Sur l'utilisation du mélange « Nadi » et du Bleu d'Indo-phénol formé *in vitro*, en technique histologique (Comptes Rendus de la Société de Biologie, 1923).

— Sur la coloration des graisses dans la cellule vivante (Comptes Rendus de la Société de Biologie, 1923).

ZWEIBAUM ET MANGENOT (G.). — Application à l'étude histochimique des végétaux d'une méthode permettant la coloration vitale et post-vitale des graisses de la cellule animale (Société de Biologie de Lyon, 1923).

PLANCHES HORS TEXTE

Planche I

A. *Exoascus deformans* (Berk) Fuck.

Laguesse et picroformol fix. hématoxyline col.

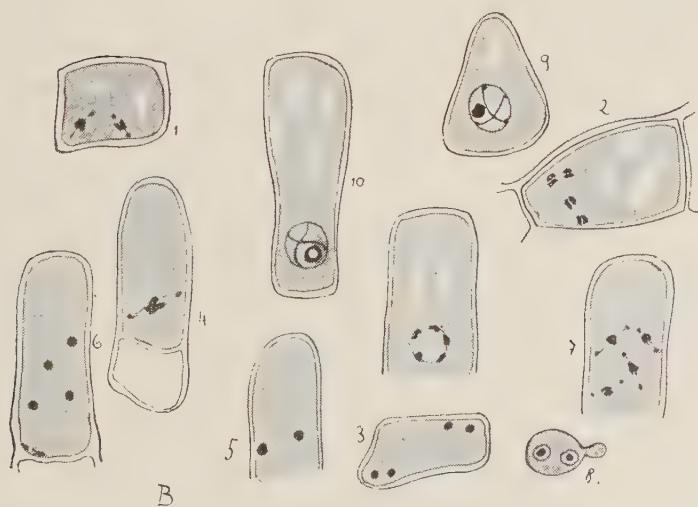
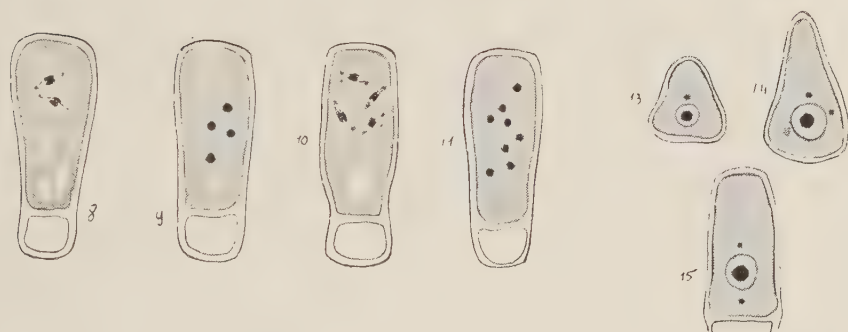
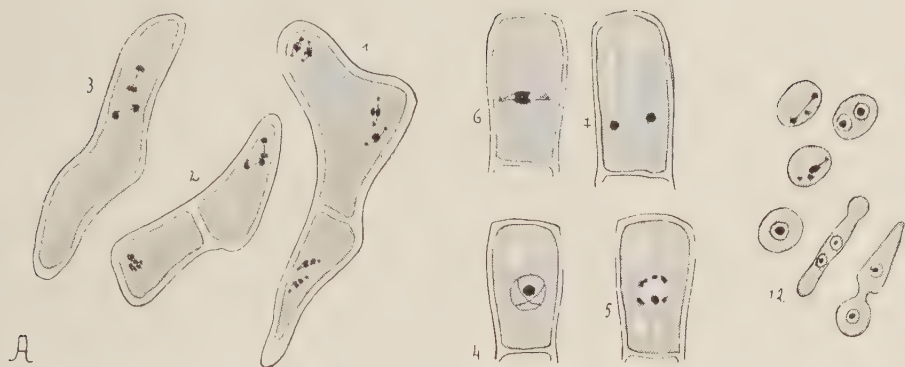
Fig. 1, 2, 3. Mitoses simultanées dans les cellules du thalle végétatif.

4. Jeune asque montrant le gros noyau de fusion avec son nucléole et ses filaments chromatiques.
5. Noyau de l'asque au début de la prophase.
6. Première division : métaphase.
7. Fin de l'anaphase.
8. Deuxième division, métaphase.
9. Deuxième division, fin de l'anaphase.
10. Troisième division.
11. Fin de divisions nucléaires.
12. Spores bourgeonnant à la façon de levures : mitoses simples de leurs noyaux, filament mycélien issu de la spore, avec deux noyaux.
- 13, 14, 15. Cellules ascogènes montrant l'apparition d'un corps sphérique au pôle supérieur du noyau, la division de celui-ci en deux corps qui se placent ensuite aux deux pôles.

B. *Exoascus Crataegi* (Fuck) Sadeb.

Picroformol et Laguesse fix. Hématoxyline color.

- 1, 2. Cellules mycéliennes : divisions simultanées de leurs noyaux, 1. métaphase ; 2. anaphase.
3. Cellule mycélienne avec quatre noyaux aussitôt après les divisions nucléaires.
- 4, 5. Première division dans l'asque : métaphase et anaphase.
6. Fin de l'anaphase de la seconde division.
7. Troisième division.
8. Spore en bourgeonnement.
9. Cellule ascogène.
- 10, 11. Asques au début de la prophase, nucléole vacuolaire.



0 10 20 30
(G. 500)

Planche II

A. *Exoascus Prunl* Fuck.

Laguesse et picroformol fix. hématoxyline col.

- 1, 2. Cellules mycéliennes dont un noyau est en repos tandis que l'autre en division. 1. métaphase ; 2. fin de l'anaphase.
3. Asque avec son noyau en synapsis.
4. Première division, métaphase, le nucléole persiste.
5. Fin de l'anaphase.
- 6, 7. Seconde division, métaphase et fin de l'anaphase.
- 8, 9. Troisième mitose, métaphase et fin de l'anaphase.
10. Spores en bourgeonnement et division de leurs noyaux.

B. *Taphrina bullata* (Berck et Br.) Tul.

Laguesse et picroformol fix. hématoxyline col.

1. Cellules mycéliennes binucléées dont l'une présente ses noyaux en métaphase.
2. Première division dans l'asque.
3. Seconde division.
4. Troisième division.
5. Spores en bourgeonnement et noyaux en division.

C. *Taphrina Alni-incanae* Kühn.

Regaud, Laguesse et picroformol fix. Hématoxyline col.

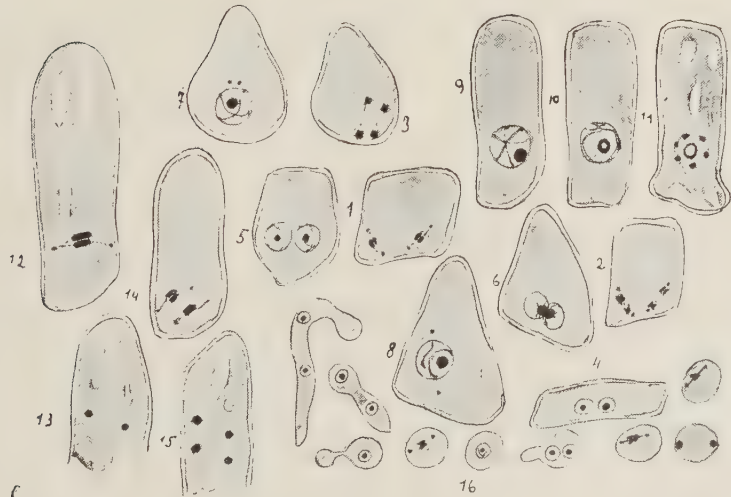
1. Division simultanée des noyaux d'une cellule mycélienne, métaphase.
2. Fin de la métaphase, quatre chromosomes.
3. Anaphase.
4. Cellules mycéliennes binucléées.
5. Cellule mycélienne peu avant la fusion.
6. Fusion nucléaire.
7. Cellule ascogène montrant deux corps au pôle supérieur du noyau.
8. Les deux corps occupent les pôles du noyau.
9. Asque avec son noyau en spirème.
- 10, 11. Début de la prophase.
12. Première mitose dans l'asque, métaphase.
13. Fin de l'anaphase.
14. Deuxième mitose.
15. Fin de la seconde mitose.
16. Spores en bourgeonnement, division de leur noyau, filament mycélien qui reçoit deux noyaux.



A



B



C

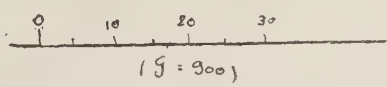


Planche III

A. *Exoascus betulae* Fuck.

Laguesse, Regaud fix. hématoxyline col.

1. Filament mycélien composé de cellules binucléées où les noyaux se fusionnent en cellules à un seul noyau, après la fusion.
2. Jeune asque avec son noyau.
3. Début de la prophase.
4. Première mitose.
5. Deuxième mitose.
6. Troisième mitose.
7. Asque renfermant 5 spores.
8. Spores et les divisions de leurs noyaux.

B. *Taphrina aurea* (Pers). Fr.

Picroformol fix. hématoxyline col.

1. Divisions simultanées (anaphase) des noyaux dans une cellule mycélienne.
2. Noyau sexuel dans l'asque.
3. Prophase de la première division dans l'asque.
4. Métaphase de la première division.
5. Anaphase de la première division (les centrosomes persistent).
6. Asque avec deux noyaux complets.
7. Seconde division, prophase.
8. Seconde division, métaphase.
9. Seconde division anaphase (les centrosomes persistent quelque temps).
10. Fin de l'anaphase, quatre noyaux.
11. Asque dont un noyau est en repos tandis que l'autre montre une fragmentation de la substance chromatique.

C. *Exoascus insititica* Sadeb.

Regaud, Laguesse et picroformol fix. hématoxyline col.

1. Métaphase et anaphase dans les cellules du mycélium végétatif.
2. Cellule ascogène montrant l'apparition du corps sphérique au pôle supérieur du noyau.
3. Asque avec son noyau sexuel.
4. Début de la division dans l'asque.
5. Métaphase.
6. Anaphase.
7. Métaphase de la deuxième division.
8. Troisième mitose.
9. Fin de l'anaphase de la troisième mitose.
10. Spores avec leur noyau en division.



DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Zoologie : ORGANISATION ET DÉVELOPPEMENT DES ASTÉRIES.

Géologie : LES GLACIERS QUATERNAIRES.

Vu et approuvé :

Paris, le 19 Juin 1927.

Le Doyen de la Faculté des Sciences

G. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris.

S. CHARLÉTY.

